REVUE
DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE ET D'ENTOMOLOGIE AGRICOLE
DE
FRANCE

TOME XXXIV - 1955

(Fondée en 1914 par L. MANGIN)

Bulletin trimestriel de la Société de Pathologie végétale et d'Entomologie agricole de France

SIÈGE SOCIAL : INSTITUT PASTEUR

25, RUE DU DOCTEUR-ROUX, PARIS (XVe)

OUVRAGE PUBLIÉ AVEC LE CONCOURS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

LIBRAIRIE LE FRANÇOIS

91, BOULEVARD SAINT-GERMAIN — PARIS (VIe)

LE CYCLE ANNUEL DU PUCERON DE L'ARACHIDE (*APHIS LEGUMINOSAE* THEOB.) EN AFRIQUE NOIRE FRANÇAISE ET SON DÉTERMINISME

PAR P. RÉAL

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS 4
INTRODUCTION 6
PREMIÈRE PARTIE.— La reproduction et le développement. Leurs modalités. 7
Généralités 7
Chapitre I. — Valeur des caractères de la reproduction chez les femelles eugoniques 11
Chapitre II. — Relations entre les caractères de la reproduction chez les femelles eugoniques 14
Chapitre III. — Valeur individuelle des caractères de la reproduction chez les femelles eugoniques 18
Chapitre IV. — Caractères de la reproduction chez les femelles anagoniques et catagoniques 25
Chapitre V. — Caractères du développement chez les femelles eugoniques. 29
Chapitre VI. — Mortalité. Evolution de la population aphidienne 33
Conclusion 42
DEUXIÈME PARTIE. — Etude expérimentale de l'influence des facteurs écologiques et biologiques 43
Généralités 43
Chapitre VII. — Action de la température et de l'humidité combinées ... 44
Chapitre VIII. — Action de la température et de l'humidité combinées aux influences adaptatives et raciales 53
Chapitre IX. — Evolution de la population sous l'influence de la température, de l'humidité et des facteurs adaptatifs et raciaux 58
Chapitre X. — Action directe et indirecte de la lumière sur les caractères biologiques 65
Chapitre XI. — Action indirecte de la lumière sur le polymorphisme cyclique; apparition des ailés 70
Chapitre XII. — Modalités d'action de la physiologie de la plante sur l'apparition des ailés 72
Chapitre XIII. — Action sur l'apparition des ailés de facteurs physiologiques tenant aux aphides 78
Conclusion 85
TROISIÈME PARTIE. — Ecologie de l'*Aphis leguminosae* 87
Généralités 87
Chapitre XIV. — Le phénomène de barrière 88
Chapitre XV. — Apparition saisonnière 96
Chapitre XVI. — Répartition géographique 104
Conclusion 110
CONCLUSIONS GÉNÉRALES 111
ENGLISH SUMMARY 116
BIBLIOGRAPHIE 118

REVUE DE PATHOLOGIE VÉGÉTALE
ET D'ENTOMOLOGIE AGRICOLE DE FRANCE
T. XXXIV - N° 1 et 2 - JANVIER-JUIN 1955

AVANT-PROPOS

Avant toute chose, nous désirons nous acquitter de la dette de reconnaissance contractée envers les nombreuses personnes qui ont aidé au développement de cette étude.

M. le professeur Grassé, membre de l'Institut, lors de sa mission en Afrique centrale, en a dégagé le sujet et nous a donné les premiers conseils à Boukoko (Oubangui-Chari). M. Chauvin, directeur de la Station de Recherches apicoles à Bures-sur-Yvette nous a ensuite apporté l'aide la plus considérable et nous a facilité la connaissance des importants travaux de M. Bonnemaison, directeur de recherches à la Station centrale de Zoologie agricole de Versailles.

C'est grâce à M. le professeur Combes, membre de l'Institut, directeur de l'O.R.S.O.M., à M. Rossin, alors secrétaire général de l'O.R.S.O.M., à M. Guernier, directeur général de la C.G.O.T., à M. Drogué, alors inspecteur général de l'Agriculture en A.E.F., à M. Coleno, alors directeur des Recherches agricoles à la C.G.O.T., et à M. Mangenot, directeur de l'I.D.E.R.T., que cette étude a pris sa place dans notre programme de travail. La Station de Boukoko a bien voulu mettre à notre disposition des moyens de travail très importants relativement à ses possibilités. A Boukoko et à Séfa, nous avons bénéficié du vif esprit de collaboration de nos collègues, MM. Fauck, pédologue O.R.S.O.M., Chausson, généticiste I.R.H.O., Mouton, généticiste O.R.S.O.M.

Les Services de l'Agriculture Outre-Mer nous ont bien accueilli : MM. Jeannin et Bouffil, qui dirigent la Station de M'Bambey, M. Appert, entomologiste; M. Pierron, directeur pour la Côte-d'Ivoire à Bingerville, a bien voulu diffuser dans ce pays un volumineux questionnaire sur la maladie de la rosette de l'arachide.

Nous avons reçu une aide très considérable des Services météorologiques. M. Thomas, directeur pour l'A.O.F., nous a fourni des calculs spéciaux; M. Rasp à Abidjan nous a fourni de nombreuses données, et M. Guillon (Service climatologique du S.M.A.A., Paris), nous a procuré les documents relatifs à la Russie et au Turkestan.

Nos maîtres de Paris, M. le professeur Vayssière qui a présenté pour nous une note à l'Académie d'Agriculture de France, M. le professeur Pesson (Institut agronomique), M. Balachowsky (Institut Pasteur), nous ont aidé et conseillé. M. Remaudière (entomologiste

à l'Institut Pasteur) a adressé nos échantillons d'*Aphis leguminosae* THEO. au docteur HILLE RIS LAMBERS (Bennekom, Hollande), et au docteur C. BÖRNER (Allemagne) et nous a donné un aperçu systématique de l'*Aphis leguminosae* THEO (1).

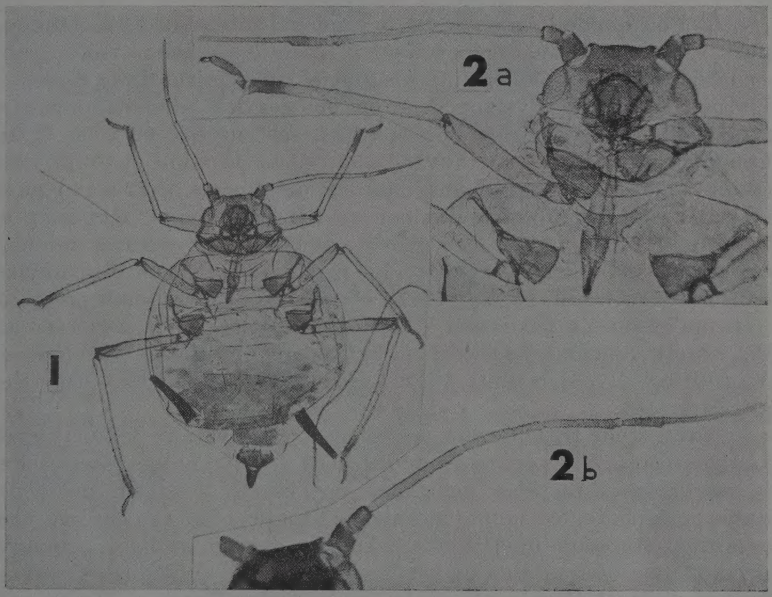


FIG. 1 : *Aphis leguminosae* THEO. Femelle adulte parthénogénétique grossie soixante fois, d'après une préparation microscopique originale.

FIG. 2 : *Aphis leguminosae* THEO. Antennes de femelles adultes, grossies deux cents fois. 2 *a* : femelle aptère; 2 *b* : femelle ailée.

Nous avons aussi entretenu des contacts avec M. CUZAIN, directeur des Recherches à la S.E.I.T.A. (Paris), et avec M.C.G. JOHNSON, entomologiste à la Rothamsted Station, et M. le professeur BLEWETT (Cambridge).

Remercions enfin le Service de Documentation de l'O.R.S.O.M. qui nous a beaucoup aidé.

(1) M. REMAUDIÈRE nous a fait observer avec juste raison que d'après la loi de priorité le nom du puceron de l'Arachide devrait être *Aphis craccivora* KOCH. Nous avons pourtant maintenu dans cette étude le nom d'*Aphis leguminosae* parce que le puceron de l'Arachide n'est pas du tout connu en Entomologie appliquée sous le nom de *A. craccivora* et que nous avons étudié exactement ce que THEOBALD a appelé *Aphis leguminosae*, et qui représente sans doute une sous-espèce géographique valable.

INTRODUCTION

Le Puceron de l'Arachide est le principal ennemi de l'Arachide sur pied. C'est une forme anolocyclique d'*Aphis leguminosae* THEO. (sans sexués) qui, par ses piqûres, inocule une maladie à virus dite « rosette ». La rosette arrête le développement des gousses de l'Arachide, précieuse source d'huile. Les dégâts sont souvent très graves : 80 à 90 % au Congo belge en 1939 (B. SOYER), 55 % en Gambie en 1927-1928 (BROOKS), 35 % en Sierra Leone dans les écartements de 12 à 14 pouces (HARGREAVES, 1935), et à Bambey au Sénégal, d'après RAMBERT et SEGUELA (1925); en 1935 la valeur de 10.000 ha de cultures auraient été perdus dans le Sine-Saloum. La perte est totale au Tanganyika dans les semis tardifs (EVANS 1951) et de 40 % dans les semis précoces.

Jusqu'ici on n'a pas réussi à limiter les dégats de l'*A. leguminosae*. Cet insecte a surtout été étudié sur le Cotonnier en Russie méridionale; YAKHONTOV (1930), compte de 30 à plus de 40 % de feuilles attaquées au Turkestan.

Notre étude tente de faire la synthèse d'observations de trois sortes. Les premières, faites suivant une méthode démographique, concernent la valeur des caractères biologiques de l'espèce (longueur du cycle, durée de la ponte, fécondité journalière et totale, etc.). Ces observations ressortent de statistiques portant sur un élevage pédigré poursuivi pendant une quarantaine de générations (50.000 individus). Ces données permettent d'évaluer le « potentiel biotique » (terme de BODENHEIMER, 1938) ou la force d'expansion des populations de cet insecte.

Les observations suivantes, obtenues par voie expérimentale, concernent les variations de valeur de ces caractères en fonction des facteurs externes et internes, écologiques et biologiques, soit la température, l'humidité, la lumière, l'adaptation, la race, l'état physiologique de la plante, les particularités des populations aphidiennes. Ces variations expriment les changements d'équilibre entre la force d'expansion de l'espèce et la « résistance du milieu » (CHAPMAN 1928), entendue au sens le plus large car elle peut présenter des aspects négatifs et positifs (ALLEE et Coll. 1949).

La troisième série d'observations a été faite sur le terrain ou par enquête. Elle a permis de recouper les résultats expérimentaux et d'en dégager les conséquences, c'est-à-dire d'expliquer trois sortes de phénomènes, ce que nous avons appelé le phénomène de barrière qui provoque l'arrêt de l'invasion des aphides sur les cultures d'Arachide, le phénomène de l'apparition saisonnière, et celui de la limitation de l'aire géographique de cette forme d'*Aphis leguminosae*.

PREMIÈRE PARTIE

LA REPRODUCTION ET LE DÉVELOPPEMENT D'*APHIS LEGUMINOSAE* THEO. LEURS MODALITÉS

GÉNÉRALITÉS

La grande difficulté que rencontre l'étude des valeurs moyennes des caractères biologiques du Puceron de l'Arachide vient de ce que la descendance de chaque femelle parthénogénétique est hétérogène. Schématiquement, chez les premiers-nés, la valeur des caractères biologiques n'a pas atteint son optimum, par exemple le cycle est plus long, la fécondité moindre et souvent la descendance s'éteint naturellement. Nous nommons ces individus *anagoniques*. Au bout de quelques jours, la femelle produit les descendants qui présentent le cycle le plus court, la fécondité la plus grande, etc., : nous nommons ces individus *eugoniques*. Puis les descendants derniers-nés présentent une régression de ces valeurs optimales, l'extinction de la lignée étant très fréquente; nous les nommons *catagoniques*. Jusqu'ici ces différences capitales que nous avons observées dans toutes leur netteté au cours de nos élevages, dans des conditions bien précises, ne paraissent pas avoir été signalées.

C'est pourquoi nous nous occuperons des caractères de la reproduction, surtout chez les femelles eugoniques, en étudiant leur valeur moyenne (chapitre I), les corrélations entre les valeurs moyennes (chapitre II), et la valeur maxima (chapitre III). Nous compléterons par une étude parallèle des caractères de la multiplication chez les femelles ana- et catagoniques (chapitre IV). Dans le chapitre V, nous étudierons les caractères du développement larvaire chez les femelles eugoniques; le chapitre VI offre la synthèse de ces données, faite suivant une méthode démographique, en introduisant la notion de mortalité et celle d'évolution dans l'étude des populations aphidiennes.

L'intérêt de ces chapitres est, avons-nous dit, d'évaluer le plus exactement possible la force d'expansion de l'espèce.

Méthode d'élevage. — Avant d'aborder le détail des valeurs observées, il importe d'exposer brièvement la méthode d'élevage qui a une grande importance, notamment sur le pourcentage d'individus eugoniques.

Trois souches ont été élevées; les deux souches nommées R-150 et R-155 proviennent d'un puceron ailé prélevé à la C.G.O.T. à Séfa (Casamance) et représentent les deux lignées issues de deux descendants de cet ailé, qui ont persisté pendant au moins quarante générations. La souche B1 provient de la même localité et descend d'un aptère; ces trois souches ont d'abord été élevées en Casamance pendant deux mois; une dernière souche provient d'Adiopodoumé (aptère); ces souches ont été élevées encore dix mois à l'I.D.E.R.T.

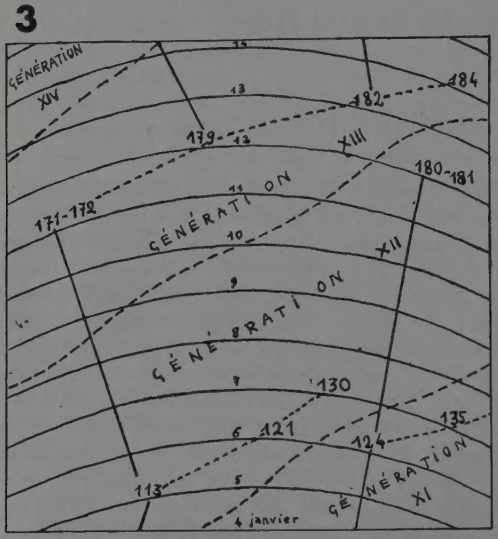


Fig. 3 : Fragment d'un tableau généalogique d'un élevage d'*A. leguminosae*. Les arcs de cercle représentent les jours (4 à 14 janvier); les lignes pleines représentent la filiation directe (171 et 172, filles de 113) et les tirets courts la parenté collatérale (179, 182 et 184, sœurs de 171 et 172). Les générations (XI à XIV) sont séparées par des tirets longs.

Fig. 4 : Tube d'élevage fermé par une soie à bluter, une fiche pincée dans un bracelet caoutchouc, portant le numéro de l'individu, celui de la mère, les dates des mues et les numéros des descendants avec leur date de naissance. On voit le n° 179 entouré de ses petits sur un foliole d'Arachide.

Au début, chaque individu numéroté fut placé sur une feuille d'Arachide dans un tube de verre séparé (fig. 4), mais lorsque l'élevage a été assez étoffé, les descendants nés le même jour d'une mère ou de plusieurs mères sœurs, ou parfois issues de sœurs, ont été groupés; enfin, on a

supprimé méthodiquement, après deux ou trois générations, les lignées extrêmes issues de femelles ana et catagoniques ne représentant que peu d'individus et en voie d'extinction. On a conservé ainsi, comme souche des générations suivantes, essentiellement les femelles eugoniques et celles qui s'en rapprochaient le plus. Chaque tube, fermé par une calotte de soie à bluter fixée par un bracelet de caoutchouc, portait une petite fiche sur laquelle était consigné le ou les numéros des individus, de 1 à 10.000, chaque série de 10.000 dans chaque souche étant désignée par A, B, C, etc., le numéro de la ou des mères, les dates de naissance, les dates de passage aux différents stades, la date des pontes successives avec les numéros des descendants et la date de la mort. Un registre complet des individus a été tenu, sur lequel les fiches, après la mort des individus, étaient collées en face de leur numéro. Un arbre généalogique a été constitué comme l'indique la figure 3, chaque arc de cercle représentant un jour, les lignes pleines la parenté directe, et les lignes pointillées la parenté collatérale.

Ces élevages ont été faits dans des conditions strictement contrôlées de température et d'humidité, les courbes étant enregistrées.

Tableaux d'observations numériques

Voici les caractères qui ont été évalués au dépouillement des fiches, sur 50.000 individus.

A. Renseignements généraux :

1. Numéro de la génération.
2. Date d'apparition de la génération.
3. Date d'apparition du dernier individu de la génération.
4. Nombre d'individus de la génération.
5. Temps minimum du développement dans la génération.

B. Femelles eugoniques souches de la génération :

6. Numéro de la femelle.
7. Nombre de femelles.
8. Nombre de descendants par femelle.
9. Fécondité journalière moyenne par femelle.
10. Nombre de jours de ponte de chaque femelle.
11. Nombre de jours total de ponte pour chaque femelle.

C. Descendants eugoniques :

12. Nombre dans la génération.
13. Pourcentage des mêmes.
14. Rang de la première femelle et de la dernière dans la génération.
15. Date d'apparition de la première femelle.
16. Nombre de jours séparant l'apparition de la première femelle eugonique de la souche, de la première femelle eugonique descendante.

D. Descendants non-eugoniques :

17. Nombre de femelles anagoniques. .
18. Pourcentage des mêmes.

19. Nombre de femelles catagoniques.
20. Pourcentage des mêmes.
21. Nombre de femelles stériles conservées jusqu'à leur mort.
22. Nombre d'individus éliminés.

E. Femelles non-eugoniques souches de lignée :

23. Numéro de la génération.
24. Nombre de femelles fécondes mortes.
25. Nombre de femelles fécondes éliminées.
26. Nombre de jours de ponte.
27. Nombre de femelles stériles mortes.
28. Nombre d'individus éliminés.

F. Développement des femelles eugoniques :

29. Numéro de la génération.
30. Numéro des femelles fécondes.
31. Numéro des femelles stériles.
32. Date de naissance et nombre d'individus.
33. Date de passage au stade II.
34. Date de passage au stade III.
35. Date de passage au stade IV.
36. Date de passage au stade adulte.
37. Début de la ponte.
38. Fin de la ponte.
39. Mort.
40. Nombre d'individus éliminés.
41. Durée de la période de sénilité et nombre d'individus suivis pendant cette période.

De ces tableaux ont été tirés tous les chiffres qui suivent.

CHAPITRE PREMIER

VALEUR DES CARACTÈRES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES EUGONIQUES

1. *Intervalle entre les générations eugoniques :* Par extension, le qualificatif d'eugonique peut s'appliquer à une partie de chaque génération, constituée par les femelles eugoniques. On peut évaluer l'intervalle moyen entre la date d'apparition de la première femelle eugonique de la souche et la première femelle eugonique de la descendance. Voici les résultats :

Souche AD	8,086 jours		
— BL	8,023 —	Moyenne : 8,372 jours.	
— R-150	8,897 —		
— R-155	8,463 —		

Mme Soyer au Congo belge indique 6 à 7 jours (1944).

2. *Temps minimum de développement :* Le temps minimum de développement équivaut à l'espacement minimum entre générations. Il correspond généralement, non à l'intervalle entre générations eugoniques, mais au développement de femelles anagoniques. Mais, les descendants à la deuxième génération subissant souvent dans leur cycle un retard qui compense — et au-delà — l'avance que les descendants de première génération ont sur les descendants eugoniques, il nous semble discutable d'appeler la lignée constituée par les premiers-nés des différentes générations « souche accélérée » comme le fait Bonnemaison.

Voici les résultats :

Souche AD	6,162 jours		
— BL	6,655 —	Moyenne : 6,487 jours.	
— R-150	6,382 —		
— R-155	6,750 —		

3. *Fécondité totale par femelle :* C'est une valeur moyenne, compte tenu de la mortalité pendant la période de reproduction (taux de reproduction nette des démographes) : si l'on exclut l'influence de la mortalité, on a la fécondité totale maximum (taux de multiplication brute des démographes) dont il s'agira plus loin.

Les résultats sont les suivants :

Souche AD	15,92 descendants		
— BL	13,37 —	Moyenne : 13,98 descendants.	
— R-150 ...	15,47 —		
R-155 ...	11,15 —		

Van der Merve (Afrique du Sud) donne comme moyenne, variant avec les plantes et les années, 46 individus pour les aptères et 39 pour les ailés. Nous verrons plus loin ce qu'on peut en penser.

4. *Nombre de jours de ponte par femelle.* Voici les résultats :

Souche AD	7,103 jours	Moyenne : 6,72 jours.
— BL	6,087 —	
— R-150	7,337 —	
— R-155	6,353 —	

Mme Soyer donne comme moyenne 9 à 20 jours, Van der Merve 9 pour les aptères et 9,5 pour les ailés.

5. *Fécondité journalière moyenne.* Voici les résultats :

Souche AD	2,241 par jour	Moyenne : 2,08 par jour.
— BL	2,21 —	
— R-150 ...	2,11 —	
R-155	1,76 —	

Dans trois souches, chaque femelle donne habituellement 2 petits par jour; la souche R-155 paraît présenter un caractère de dégénérescence partielle.

6. *Position moyenne des femelles eugoniques dans la génération :* Nous avons signalé que les femelles eugoniques n'étaient pas les premières-nées. On peut évaluer la position moyenne de ces femelles dans la génération d'après le pourcentage d'individus nés au moment de l'apparition de la première et de la dernière femelle eugonique. Voici les résultats :

Souche AD ...	Fem. eug. entre	14,18 et 20 %	de la ponte; soit 5,82 %.
— BL	—	14,20 et 21,20 %	— soit 7 %.
— R-150 .	—	25,13 et 31,27 %	— soit 6,14 %.
— R-155 .	—	17,60 et 24,70 %	— soit 7,10 %.

Moyenne : 6,48 %.

Les femelles eugoniques ne représentent donc, dans nos élevages, que 6 à 7 % d'une génération qui elle-même ne comprend en moyenne que 11 à 16 individus; elles représentent donc un descendant par génération et par mère, ce qui explique la stabilité de l'élevage. On aurait pu en augmenter un peu le nombre, car la définition est toute relative, mais on verra plus loin que les qualités des descendants ana et catagoniques dégénèrent très vite.

Passons au rang de l'individu moyen; on a :

Souche AD	2,72	Moyenne : 2,95.
— BL	2,365	
— R-150	4,365	
— R-155	2,36	

L'individu eugonique est donc, en général, le deuxième ou le troisième né d'une même mère; plus souvent le deuxième chez BL et R-155; plus souvent le troisième chez AD. La souche R-150 présente à ce point de vue un caractère très spécial : l'individu eugonique est généralement le quatrième, quelquefois le cinquième. Or la souche R-150 et la souche R-155 dérivent d'un même individu qui a eu 10 descendants. La première lignée provient du septième descendant (catagonique) et la souche R-155 du deuxième (eugonique). Il a suffi de cette différence pour que la lignée eugonique se maintienne plus tardive pendant plus de quarante générations et pour qu'elle menace plusieurs fois de s'éteindre dans la souche R-150.

7. *Importance des portions ana et catagoniques de la génération :*

Le pourcentage d'individus anagoniques a été le suivant :

Souche AD	13,18 %	Moyenne : 17,2 soit environ le premier sixième de la génération.
— BL	12,88 %	
— R-150	23,88 %	
— R-155	16,11 %	

Le pourcentage d'individus catagoniques a été le suivant :

Souche AD	79 %	Moyenne : 74,4 soit les 3 derniers quarts de la génération.
— BL	77,5 %	
— R-150	67,48 %	
— R-155	73,85 %	

CHAPITRE II

RELATIONS ENTRE LES CARACTÈRES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES EUGONIQUES

Pour faciliter la comparaison des caractères des différentes souches, nous accompagnons la valeur de ces caractères d'un chiffre (1, 2, 3, 4) indiquant le classement relatif de ces souches suivant cette valeur. Si le classement relatif des souches pour deux caractères est le même, il est naturel de supposer que les deux caractères sont liés par une relation assez constante dans les quatre souches; si, par contre, les deux classements sont absolument différents, il n'y a pas de relations constantes entre les deux caractères; s'ils sont exactement opposés, les caractères entretiennent des relations d'antagonisme.

1. *Intervalle entre générations eugoniques et temps minimum de développement.*

Souche	AD	Intervalle	8,086 (2).	Temps minimum	6,162 (1).
—	BL	—	8,013 (1).	—	6,655 (3).
—	R-150	—	8,897 (4).	—	6,382 (2).
—	R-155	—	8,463 (3).	—	6,750 (4).

Aucune relation n'apparaît entre les deux caractères.

Remarquons que la souche R-150 a l'intervalle entre générations eugoniques le plus grand sans que le temps minimum de développement soit le plus long; cela est dû au retard de l'apparition des femelles eugoniques dans leur génération (cf., ch. I, § 6). Cependant, il ne s'agit pas là d'un caractère particulier à une souche, et inscrit dans le patrimoine héréditaire, puisque la souche R-155 provient du même individu : c'est peut-être un caractère d'origine physiologique, appelé à se perdre plus ou moins tard.

2. *Temps minimum de développement et durée de la ponte.*

Souche	AD	Temps minimum	6,162 (1).	Nombre de jours	7,103 (2).
—	BL.....	—	6,655 (3).	—	6,087 (3).
—	R-150..	—	6,382 (2).	—	7,337 (1).
—	R-155..	—	6,750 (4).	—	6,353 (3).

Les deux souches AD et R-150 qui ont le temps minimum de développement le plus court, ont aussi le nombre de jours de ponte le plus grand. Si l'on groupe les souches par paire, on constate que les rapports entre les moyennes des temps minimum de développement (6,47/6,70 soit 1/1,04) est l'inverse de la racine quatrième du rapport entre les moyennes des périodes de ponte (7,22/6,22 soit 1,16). La période de

ponte serait donc inversement proportionnelle a un coefficient près, à la racine quatrième du temps minimum de développement.

3 *Temps minimum de développement et fécondité totale.*

Souche	AD	Fécondité totale	15,92 (1).	Temps minimum	6,162 (1).
—	BL.....	—	13,37 (3).	—	6,655 (3).
—	R-150..	—	15,47 (2).	—	6,382 (2).
—	R-155..	—	11,15 (4).	—	6,750 (4).

Le parallélisme entre les valeurs des deux caractères est net : plus une lignée est capable de produire des femelles précoces, plus elle est susceptible de produire des femelles fécondes (mais ce ne sont pas, en général, les mêmes femelles). Cette relation valable à l'échelle spécifique nous a aidé à faire le choix des lignées eugoniques dans nos élevages. Un calcul a montré que le temps minimum de développement multiplié par la racine quatrième du rapport de la fécondité totale au temps minimum du développement, est une constante, légèrement inférieure à 8.

4. *Fécondité totale et nombre de jours de ponte.*

Souche	AD ...	Fécondité totale	15,92 (1).	Nb. jours de ponte	7,103 (2).
—	BL....	—	13,37 (3).	—	6,087 (4).
—	R-150.	—	15,47 (2).	—	7,337 (1).
—	R-155.	—	11,15 (4).	—	6,353 (3).

Nous avons vu qu'il existe une certaine relation entre le temps minimum de développement et le nombre de jours de ponte, et que ce dernier est lié de façon étroite à la fécondité totale. Le premier et le dernier caractère sont donc liés par une relation analogue aux deux premiers. La fécondité, comme le nombre de jours de ponte, est inversement proportionnelle, à un coefficient près, à la racine quatrième du temps minimum de développement.

5. *Temps minimum de développement et pourcentage de femelles eugoniques.*

Souche	AD	Temps minimum	6,162 (1).	Pourcentage	5,82 (1).
—	BL	—	6,655 (3).	—	7,00 (3).
—	R-150	—	6,382 (2).	—	6,14 (2).
—	R-155	—	6,750 (4).	—	7,10 (4).

Le parallélisme entre les valeurs des deux caractères est semblable à celui du paragraphe 3. Fécondité totale, temps minimum de développement et pourcentage de femelles eugoniques sont donc des caractères qui varient ensemble. Le pourcentage de femelles eugoniques et le temps minimum de développement diminuent quand la fécondité totale augmente. Tandis que la fécondité totale varie de 30 %, le temps minimum de développement varie de moins de 9 % et le pourcentage de femelles eugoniques de 18 %. Ces variations ne sont pas

linéaires, sans quoi, pour un temps minimum de développement de trois jours, il n'y aurait plus de femelles eugoniques.

6. *Intervalles entre générations eugoniques et fécondité journalière.*

Souche AD	Intervalle	8,086 (2).	Fécondité journalière	2,24 (1).
— BL	—	8,023 (1).	—	2,21 (2).
— R-150 ...	—	8,897 (4).	—	2,11 (3).
— R-155 ...	—	8,463 (3).	—	1,76 (4).

Il existe un certain antagonisme entre ces deux caractères, les souches où l'intervalle entre les générations eugoniques est le plus faible ont la fécondité journalière la plus élevée; en groupant par un artifice de calcul les souches AD et BL et les souches R-150 et R-155, on constate que le produit de la valeur de la fécondité journalière par le carré de la valeur de l'intervalle entre générations eugoniques est une constante voisine de 145.

7. *Importance de la partie anagonique de la descendance et intervalle entre générations eugoniques.*

Souche AD....	Pourcentage de femelles anagoniques		13,18 (2).	Intervalle	8,086 (2).
— BL ...	—	—	12,88 (1).	—	8,027 (1).
— R-150.	—	—	23,88 (4).	—	8,897 (4).
— R-155.	—	—	16,10 (3).	—	8,463 (3).

Ces deux caractères varient parallèlement : plus l'intervalle entre générations eugoniques s'élève, plus le pourcentage de femelles anagoniques est élevé. Ceci pouvait être attendu. Mais la variation du pourcentage de femelles eugoniques est de 46 % tandis que celle de l'intervalle entre générations eugoniques n'est que de 10 %. La variation n'est pas linéaire, elle dépend de la courbe de la fécondité journalière, dont la première phase correspond assez bien à une distribution de Poisson. Nous reviendrons sur ce point.

8. *Importance des parties ana et catagoniques et limites de position des première et dernière femelles eugoniques.*

Souche AD : Pourcentage anagoniques 13,18 (2). Limite première femelle eugonique 14,18 (2); dernière 20,00 (2). Pourcentage catagoniques 79,00 (1).

Souche BL : Pourcentage anagoniques 12,88 (1). Limite première femelle eugonique 14,20 (1); dernière 21,20 (1). Pourcentage catagoniques 77,5 (2).

Souche R-150 : Pourcentage anagoniques 23,88 (4). Limite première femelle eugonique 25,13 (4); dernière 31,27 (4). Pourcentage catagoniques 67,48 (4).

Souche R-155 : Pourcentage anagoniques 16,11 (3). Limite première femelle eugonique 17,60 (3); dernière 24,70 (3). Pourcentage catagoniques 73,85 (3).

Ces quatre caractères varient parallèlement; l'interversion entre les souches AD et BL pour le pourcentage de femelles catagoniques provient de ce que la fécondité totale n'est pas la même dans les quatre souches, l'approximation des pourcentages ne peut être homogène.

Ce tableau montre que moins une souche donne de descendants anagoniques, plus tôt naissent les eugoniques et plus tôt les catagoniques. Suivant les souches, ce sont ces descendants qui augmentent de nombre aux dépens des anagoniques, dans des conditions toujours égales.

9. *Rangs des première et dernière femelles eugoniques, limite de leur position et nombre de jours de ponte.*

Voici le classement des souches :

	Rang première fem. eug.	Rang moyen	Rang dernière fem. eug.	Limite première fem. eug.	Limite dernière fem. eug.	Nombre jours de ponte
AD	2,26 (3)	2,72 (3)	3,18 (3)	14,18 (1)	20,00 (1)	7,103 (2)
B1	1,90 (1)	2,37 (2)	2,83 (2)	14,20 (2)	21,20 (2)	6,087 (4)
R-150 ..	3,89 (4)	4,37 (4)	4,84 (4)	25,13 (4)	31,27 (4)	7,337 (1)
R-155 ..	1,97 (2)	2,36 (1)	2,75 (1)	17,60 (3)	24,70 (3)	6,353 (3)

Les trois premières colonnes indiquent une variation parallèle, à l'interversion près des souches B1 et R-155 dans la première colonne (par artifice de calcul, on a une approximation supérieure à la différence), la dernière est classée à l'inverse de la première; donc, dans les lignées où les femelles eugoniques sont les plus précoces, le nombre de jours de ponte est le plus réduit (ce qui ne signifie pas qu'il soit le plus réduit chez les femelles eugoniques). Quant aux limites de position des première et dernière femelles eugoniques que nous avons déjà vu varier parallèlement aux positions ana- et catagoniques de leurs générations, elles semblent dépendre surtout de la fécondité journalière (cf. § 7) qui permet de classer les souches dans l'ordre 1-2-3-4, voisin de celui que nous trouvons ici (1-2-4-3). Mais la souche R-150 (témoin) fausse nettement les comparaisons.

CHAPITRE III

VALEUR INDIVIDUELLE DES CARACTÈRES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES EUGONIQUES

Si la valeur moyenne des caractères biologiques permet d'évaluer les possibilités de croissance d'une population aphidienne, la connaissance des valeurs maximum permet de connaître les capacités de résistance de l'espèce lorsqu'elle n'est plus représentée que par quelques individus parfaitement capables de faire souche. D'autre part, il est utile de savoir quelles combinaisons de valeurs on trouve incarnées chez les individus les plus remarquables.

A. — Caractères variant de façon parallèle chez toutes les souches d'*A. leguminosae*.

1. *Maximum de fécondité totale.*

Les individus les plus remarquables sont les suivants :

Souche AD : Génération II, femelle n° 74-A, 62 descendants, durée de ponte 25 jours (quatrième rang).

Souche B1 : Génération XLI, femelles n°s 2042-4-B, 45,7 descendants, durée de ponte 24 jours (premier rang).

Souche R-150 : Génération VI, femelle n° 445-A, 70 descendants, durée de ponte 15 jours (treizième rang).

Souche R-155 : Génération II, femelle n° 3-A, 36 descendants, durée de ponte 11 jours (trente-troisième rang).

Nous avons obtenu encore 29 individus ayant mis au monde au moins 29 descendants. Nawa (1937) donne pour l'espèce au Japon une moyenne de 87,3; Mme Soyer au Congo belge indique un maximum de 39 à 106. Van der Merve donne une moyenne comparable à nos maxima (cf. ch. I, § 3).

Nous donnons ci-contre le polygone de fréquence des valeurs de la fécondité totale, pour l'ensemble des quatre souches (fig. 5).

2. *Nombre maximum de jours de ponte.*

Les individus les plus marquants sont les suivants :

Souche AD : Génération III, femelle n° 155-A, 43 jours.

Souche B1 : Génération XLI, femelles n°s 2042-4-B, 24 jours (cf. § 1).

Souche R-150 : Génération XX, femelles n°s 1706-10-C, 30 jours (29,2 descendants).

Souche R-155 : Génération V, femelle n° 155-A, 23 jours (29 descendants).

Souche R-155 : Génération XXXVIII, femelle n° 6228-C, 23 jours.

Nous avons encore obtenu 66 individus ayant pondu au moins pendant dix-sept jours. Ces valeurs rappellent celles données par Mme Soyer (1944) comme moyenne au Congo belge (9 à 20 jours).

Nous donnons ci-contre le polygone de fréquence des nombres de jours de ponte pour l'ensemble des quatre souches (fig. 5).

3. *Fécondité totale et nombre de jours de ponte chez les femelles remarquables.*

A l'aide des polygones de fréquence des durées de ponte et des fécondités maximum établis souche par souche, nous avons pu reconnaître aux femelles les plus remarquables, les caractères suivants. Les chiffres entre parenthèses indiquent le classement relatif des individus.

Souche AD : Génération II, femelle n° 74-A, fécondité totale 62 (1); nombre de jours de ponte 25 (3); fécondité journalière 2,48.

Souche B1 : Génération XLI, femelles nos 2042-4-B, fécondité totale 45,7 (1); nombre de jours de ponte 24 (1); fécondité journalière 4.

Souche R-150 : Génération XX, femelles nos 1076-10-C, fécondité totale 29,2 (6); nombre de jours de ponte 30 (1); fécondité journalière 3.

Souche R-155 : Génération V, femelle n° 155-A, fécondité totale 29 (3); nombre de jours de ponte 23 (1); fécondité journalière 1,3.

Chez ces individus qui sont au plus haut point féconds et durablement féconds, ces deux caractères sont, dans une certaine mesure, proportionnels entre eux, la fécondité journalière étant généralement au moins égale à 2.

Cependant, si l'on poursuit la comparaison, on constate que rien n'est plus variable que cette proportionnalité. Sur 55 autres individus dont la fécondité est au moins égale à 11,6 et le nombre de jours de

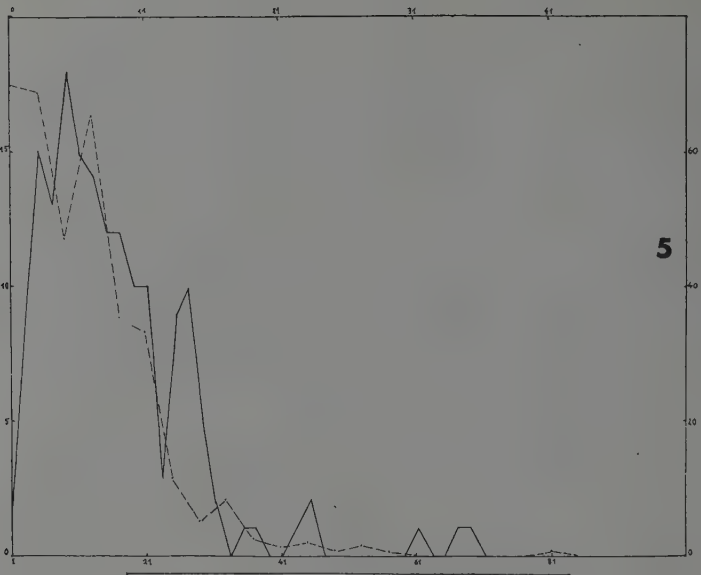
---

Légende de la planche

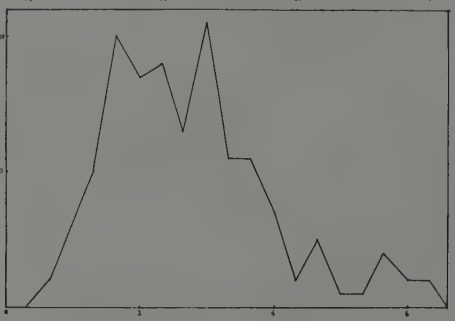
Fig. 5 : Polygone de fréquence des valeurs de la fécondité totale pour l'ensemble des 4 souches (lignes pleines) et polygone de fréquence des nombres de jours de ponte (en tirets). En ordonnées le nombre d'individus (à gauche pour la fécondité, à droite pour la ponte); en abscisses le nombre de descendants (en bas) et le nombre de jours (en haut).

Fig. 6 : Polygone de fréquence des valeurs de la fécondité journalière moyenne pour l'ensemble des 4 souches. En ordonnées le nombre d'individus, en abscisses le nombre de descendants moyen par jour.

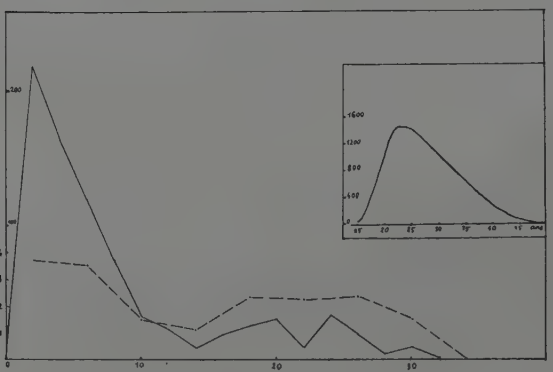
Fig. 7 : Courbe de fécondité journalière typique de l'*Aphis leguminosae* (en tirets); le nombre d'individus total pondu par les femelles remarquables ayant servi à établir la courbe est en trait plein. En ordonnées le nombre de descendants total (par centaines) et la fécondité moyenne calculée chaque jour (de 0 à 4 descendants); en abscisses la durée de la ponte. En carton la courbe de fécondité annuelle de la Femme, pour 10.000. En ordonnées le nombre d'enfants, en abscisse l'âge des Femmes.



5



6



7

ponte au moins égal à 17, la fécondité journalière oscille de 0,8 à 3,6 (deux exemples), le plus grand nombre oscillant entre 1,4 et 1,9, ce qui ne représente même pas la valeur moyenne de l'ensemble des souches.

Si, par ailleurs, on groupe les femelles ayant eu une grande fécondité totale, sur vingt-cinq cas, la durée de la reproduction n'excède pas 12 jours dans quatorze cas et la fécondité journalière est voisine de 3,3 dans quinze cas. Il résulte de cette constatation que les femelles les plus fécondes achèvent tôt de mettre au monde le plus grand nombre de leurs descendants et que leur période de ponte se prolonge éventuellement à peu près sans fruit, ce qui abaisse beaucoup leur fécondité journalière moyenne. Le caractère essentiel des femelles remarquables est donc leur fécondité totale.

4. *Temps minimum de développement.*

Sur 153 groupes de femelles eugoniques des 4 souches, 120 ont montré un temps minimum de développement compris entre 5 et 8 jours, la moyenne étant de 5,5 jours.

Or, s'il y a deux cas de 15 jours, il y a aussi deux cas de 2,5 jours, cinq de 3 jours, un de 3,5 jours et sept de 4 jours. Ce sont des cas de *néoténie*, la reproduction étant intervenue dès les stades II et III.

Nous reviendrons plus loin sur ce point particulièrement intéressant.

5. *Temps minimum de développement dans la génération des femelles remarquables.*

Logiquement, d'après ce que nous avons vu au sujet des femelles eugoniques (Ch. 2, § 3), le temps minimum de développement dans les générations où l'on a obtenu les femelles eugoniques les plus fécondes, doit être plus bas que la moyenne.

En effet, si l'on s'en rapporte aux générations citées aux §§ 3 et suivants, on a le tableau suivant :

Souche	AD	Génération	II,	minimum	4	jours	
—	AD	—	IX,	—	6	—	
—	B1.....	—	XLI,	—	5,5	—	Moyenne 5,75
—	R-150 ..	—	XX,	—	6	—	au lieu de 6,48
—	R-155 ..	—	V,	—	5	—	
—	R-155 ..	—	X,	—	8	—	

Pour les 43 individus les plus remarquables qui suivent, la moyenne est encore de 6,14 jours. On compte 6 cas de néoténie, contre 15 dans les souches complètes. Il s'en faut donc que tous les cas de temps minimum réduit correspondent à des générations comprenant des femelles remarquables. On ne peut s'appuyer sur un critère de ce genre pour reconnaître ces dernières.

6. *Pourcentage de femelles eugoniques.*

La distribution des pourcentages de femelles eugoniques est extrêmement étalée, entre 1 et 90 %. La valeur médiane est 7 %. Sur les 154 cas de générations étudiés, 98 sont groupés entre 2 et 10 %, de façon à peu près homogène. Le plus grand étalement s'observe dans la souche R-155 où la valeur médiane est 10 %.

7. *Pourcentage de femelles eugoniques dans la génération des femelles remarquables.*

Deux types de relations entre le pourcentage de femelles eugoniques et l'existence de femelles remarquables sont possibles (cf. Ch. II, §§ 3 et 5). Ou bien, les femelles remarquables font partie d'un pourcentage anormalement faible de femelles eugoniques, ou bien elles donnent un pourcentage anormalement faible de femelles eugoniques.

Si l'on considère le premier type de relation, on constate que, pour les treize cas de générations contenant les femelles les plus remarquables des quatre souches, le pourcentage moyen de femelles eugoniques est de 4,19 au lieu de 6,48. Le deuxième type de relation accuse un pourcentage de 3,55 au lieu de 6,48. Les femelles remarquables sont donc non seulement sœurs de femelles eugoniques en pourcentage particulièrement bas, mais également parentes de femelles eugoniques en pourcentage encore plus remarquablement réduit. Seule la souche R-150 fait exception : chez elle le pourcentage de femelles eugoniques parentes est plus bas que le pourcentage de femelles eugoniques descendantes. L'origine catagonique de cette souche témoin en est probablement la cause.

B. — Caractères probablement en général raciaux et entretenant entre eux des relations variables.

8. *Valeur maxima de la fécondité journalière.*

Voici les femelles les plus remarquables :

Souche AD : Génération XIII, femelle n° 7576-A, fécondité journalière 4,9 avec 32,5 descendants (deuxième rang).

Souche B1 : Génération X, femelles nos 412-3-A, fécondité journalière 5,8 avec 43,5 descendants (deuxième rang).

Souche R-150 : Génération XI, femelles nos 8467-70-A, fécondité journalière 6, avec 9 descendants.

Souche R-155 : Génération XXIV, femelles nos 2553-4-C, fécondité journalière 5 avec 9 descendants.

Aucune de ces femelles n'a vécu plus de 11 jours.

Nous avons encore recensé 48 femelles ayant une fécondité journalière au moins égale à 4. Dans le nombre se trouvent les femelles B1 2042-4-B citées plus haut (cf. §§ 1, 2, 3, 5).

Nous donnons ci-joint un polygone de fréquence de la fécondité journalière pour l'ensemble des 4 souches (*fig.* 6).

9. *Fécondité journalière chez les femelles remarquables.*

Nous avons déjà vu plus haut ce qu'il faut penser de ce caractère : les femelles ayant la fécondité journalière la plus élevée meurent généralement aussitôt la période de forte reproduction passée.

D'autre part, beaucoup de femelles à grande fécondité journalière, comme les R-155-2553-4-C n'ont vécu qu'un jour ! Ce ne sont pas des femelles remarquables.

Les seuls individus ayant simultanément les 3 qualités de fécondité totale, durée de la reproduction et fécondité journalière très élevées sont précisément les femelles B1-2042-4-B plusieurs fois citées. Pour atteindre dans les autres souches des femelles ayant des combinaisons remarquables de ces trois caractères, il faut passer aux cas suivants :

Souche AD : Sixième cas, femelles nos 4309-24-A, une femelle à 27 jours de ponte, 26,9 filles; fécondité journalière 2.

Souche R-150 : Quatrième cas, femelles nos 1706-10-C, une femelle à 30 jours de ponte, 29,2 filles; fécondité journalière 3.

Souches R-155 : deuxième cas, femelles 6015-21-A, une femelle à 22 jours de ponte, 22 filles; fécondité journalière 3,6.

C'est avec les B1-2042-4-B et ces trois derniers groupes que nous avons établi la courbe de la fécondité journalière typique du Puceron de l'Arachide (*fig.* 7). On remarquera que la courbe se relève à la fin, ce qui correspond à une *reproduction subléthale substantielle*. Ce phénomène ne paraît pas avoir été noté jusqu'ici. Dans l'espèce humaine (Landry, 1945) ce phénomène est inconnu, mais la position du maximum normal est semblable.

10. *Intervalle entre générations eugoniques aboutissant à la génération ou à la descendance des femelles remarquables.*

Comme au § 7, la question se pose de savoir si les rapports entretenus par l'intervalle entre les générations eugoniques et l'existence de femelles remarquables sont contemporains ou s'ils apparaissent entre la génération des parents et celle des descendants.

Pour le premier cas, la moyenne de l'intervalle entre générations est de 8,34 au lieu de 8,372.

Pour le second cas, elle est de 7,12 au lieu de 8,372. La différence est donc faible et concerne seulement les relations des parents avec leurs descendants. Mais dans la souche B1, c'est le cas inverse et chez les R-155, cette relation est infirmée.

11. *Pourcentage de femelles eugoniques dans la génération ou la descendance des femelles remarquables.*

Il se présente la même ambiguïté qu'aux §§ 7 et 10 : à quoi est liée l'importance du pourcentage de femelles anagoniques? La relation du premier type est faiblement vérifiée chez AD et B1 (12,5 et 12,6 % contre 13,18 et 13,88), fortement accusée chez R-150 (9,2 % contre 23,88) et pas du tout chez R-155; la relation du deuxième type est nette chez AD et R-150 (11,4 et 16,3 % contre 13,18 et 23,88), fortement accusée chez B1 (1 % contre 13,88) et pas du tout chez R-155 (57,4 contre 16,1).

En tout cas, dans les trois premières souches, les femelles eugoniques remarquables sont en avance sur la position normale des femelles eugoniques en général. Cela est très net pour la souche R-150, d'origine catagonique, dans laquelle les femelles eugoniques normales sont très retardées.

12. *Pourcentage de femelles catagoniques dans la génération ou la descendance des femelles remarquables.*

Nous nous trouvons encore en présence de deux relations possibles : à quoi est liée l'augmentation du pourcentage de femelles catagoniques? La relation du premier type est vérifiée dans les trois souches habituelles; R-155 fait exception, ce qui correspond à ce qui a été dit au § 11. La relation du deuxième type est plus accentuée encore chez AD et B1; chez R-150 elle l'est moins, bien que ce soit encore net, vu l'origine catagonique de cette souche; chez R-155 elle ne l'est pas du tout.

CHAPITRE IV

CARACTÈRES DE LA REPRODUCTION CHEZ LES FEMELLES ANAGONIQUES ET CATAGONIQUES

Dans l'étude de la reproduction des femelles eugoniques, nous avons d'abord calculé la valeur de chaque catactère biologique, puis nous avons comparé ces valeurs, souche par souche; ensuite les corrélations entre les différents caractères ont été mises en lumière, ce qui a fait apparaître les caractères uniformes dans toute l'espèce et les caractères variant avec les souches (essentiellement raciaux).

Dans l'étude des femelles ana et catagoniques nous suivrons un plan analogue : calcul de la valeur des caractères chez ces deux catégories, puis comparaison entre souches et corrélation des caractères, en groupant ces deux catégories.

Nous définissons comme lignée directe la première génération ana- et catagonique issue de femelles eugoniques, et comme lignée dérivée les générations descendant des précédentes : il y a des lignées dérivées du 2e, 3e, 4e degré, etc.

A. — Valeur des caractères de la reproduction.

1. *Fécondité totale.*

Les résultats sont les suivants :

Souche AD :
directe, féc. tot. anag. 9,44; féc. tot. catag. 7,30 (contre 15,92 chez les fem. eug.).
dérivée, — 6,55; — 3,77.

Souche B1 :
directe, féc. tot. anag. 9,43; féc. tot. catag. 7,64 (contre 13,37 chez les fem. eug.).
dérivée, — 8,70; — 3,71.

Souche R-150 :
directe, féc. tot. anag. 9,09; féc. tot. catag. 8,12 (contre 15,47 chez les fem. eug.).
dérivée, — 5,93; — 5,74.

Souche R-155 :
directe, féc. tot. anag. 10,2; féc. tot. catag. 6,06 (contre 11,15 chez les fem. eug.).
dérivée, — 6,80; — 5,68.

Moyenne :
directe, féc. tot. anag. 9,42; féc. tot. catag. 7,30 (Moyenne 13,98).
dérivée, — 6,70; — 4,59.

La fécondité totale des femelles anagoniques est donc réduite en moyenne de 1/3 dans les lignées directes et de 1/2 dans les lignées dérivées. Chez les femelles catagoniques, la réduction est encore plus

grande, elle atteint en moyenne 1/2 dans les lignées directes et 2/3 dans les lignées dérivées.

Dans les nombres précédents, on n'a pas tenu compte des femelles éliminées avant leur mort naturelle, au nombre d'environ 14 %, ce qui ne se traduit pas de façon significative, le pourcentage étant faible et la qualité des caractères de ces femelles encore plus médiocres.

2. *Nombre de jours de ponte.*

Voici les résultats :

Souche AD :
directe, fem. anag. 5,08; fem. catag. 3,35 (contre 7,10 chez fem. eug.).
dérivée, — 3,03; — 3,12.

Souche B1 :
directe, fem. anag. 3,36; fem. catag. 3,00 (contre 6,09 chez fem. eug.).
dérivée, — 3,22; — 1,90.

Souche R-150 :
directe, fem. anag. 5,00; fem. catag. 3,58 (contre 7,34 chez fem. eug.).
dérivée, — 2,98; — 2,61.

Souche R-155 :
directe, fem. anag. 6,09; fem. catag. 3,32 (contre 6,35 chez fem. eug.).
dérivée, — 3,62; — 2,78.

Moyenne :
directe, fem. anag. 4,98; fem. catag. 3,33 (Moyenne 6,72).
dérivée, — 3,15; — 2,13.

Le nombre de jours de ponte est donc réduit en moyenne de 1/4 dans les lignées directes et de plus de 1/2 dans les lignées dérivées de femelles anagoniques. Il est réduit d'au moins 1/2 dans les lignées directes et d'au moins 2/3 dans les lignées dérivées de femelles catagoniques.

3. — *Fécondité journalière.*

Voici les résultats :

Souche AD :
directe, fem. anag. 1,85; fem. catag. 2,18 (contre 2,24 chez f. eug.).
dérivée, — 2,16; — 1,18.

Souche B1 :
directe, fem. anag. **2,80**; fem. catag. **2,54** (contre 2,21 chez fem. eug.).
dérivée, — **2,70**; — 1,68.

Souche R-150 :
directe, fem. anag. 1,82; fem. catag. **2,28** (contre 2,11 chez fem. eug.).
dérivée, — 1,99; — **2,20.**

Souche R-155 :
directe, fem. anag. 1,73; fem. catag. **1,82**; (contre 1,76 chez fem. eug.).
dérivée, — **1,88**; — **2,02.**

Souche moyenne :
directe, fem. anag. 1,91; fem. catag. **2,20** (moyenne 2,08).
dérivée, **2,12**; — 1,71.

La fécondité journalière est le caractère le plus intéressant à étudier chez les femelles non eugoniques. Il présente des variations complexes : les lignées dérivées anagoniques chez B1 et R-155 et catagoniques chez R-150 et R-155 ont une fécondité journalière plus élevée que chez les femelles eugoniques. Cela s'explique par le fait que la courbe de fécondité journalière est télescopée, le maximum normal est presque aussitôt suivi de la ponte subléthale. De plus, chez la souche B1, ce phénomène est déjà net chez les lignées directes anagoniques, et chez R-155, chez les lignées directes catagoniques. Ce phénomène est vérifié pour la moyenne de toutes les souches dans les lignées anagoniques et pour toutes les souches dans les lignées directes catagoniques, ce qui signifie que le phénomène se produit dans des lignées plus proches des eugoniques chez les catagoniques que chez les anagoniques : les catagoniques sont donc plus dégradées, ce dont nous nous doutions d'après les §§ 1 et 2, relatifs à la fécondité totale et au nombre de jours de ponte. Il y a donc, avant ce phénomène, une diminution de la fécondité journalière chez les lignées les plus proches des eugoniques, surtout chez les anagoniques, puis le relèvement de la fécondité journalière dont nous parlons, et enfin une chute définitive de la fécondité journalière dans les lignées dérivées les plus éloignées. Les graphiques rendent compte de ces phénomènes (*fig.* 8).

B. — Comparaison entre souches, nature et corrélation des caractères.

4. *Fécondité totale.*

Voici le classement relatif des souches. Les chiffres représentent les pourcentages d'abaissement par rapport à la fécondité totale des femelles eugoniques.

	Fem. anag. directes	dérivées	fem. catag. directes	dérivées
Souche AD	40,7 (3)	58,9 (3)	54,1 (4)	76,3 (4)
— B1.....	29,5 (2)	34,9 (1)	42,9 (1)	72,2 (3)
— R-150 ...	41,3 (4)	62,9 (4)	47,5 (3)	62,8 (2)
— R-155 ...	8,5 (1)	39,0 (2)	45,7 (2)	49,1 (1)

Les souches se classent comme pour le rang des femelles eugoniques (Ch. II, § 9) dans la première colonne et en sens inverse du nombre de jours de ponte (2e colonne) (cf. Ch. II, § 2), ce qui indique pour la fécondité totale des lignées directes et dérivées de femelles anagoniques des relations avec les caractères variant de façon uniforme dans toute l'espèce. Au contraire, les souches se classent en sens inverse de la fécondité journalière (cf. Ch. II, § 6) pour la quatrième colonne : les lignées dérivées des femelles catagoniques ont une fécondité totale très variable avec les souches. Quant aux lignées directes catagoniques, elles ont ici un classement encore proche de celui des femelles anagoniques dérivées mais qui tend à prendre une allure spéciale; cela carac-

térise probablement un commencement de variation particulier dans chaque souche.

5. Nombre de jours de ponte.

Voici le classement relatif des souches. Les chiffres représentent les pourcentages d'abaissement par rapport au nombre de jours de ponte des femelles eugoniques.

	Fem. anag. directes	dérivées	fem. catag. directes	dérivées
Souche AD	28,4 (2)	57,3 (3)	52,7 (4)	56,1 (1)
— B1.....	44,8 (4)	47,1 (2)	50,8 (2)	68,8 (4)
— R-150 ...	31,9 (3)	59,4 (4)	51,3 (3)	64,4 (3)
— R-155 ...	4,1 (1)	43,0 (1)	47,7 (1)	56,2 (2)

Le classement dans la deuxième colonne est le même qu'au paragraphe précédent : le nombre de jours de ponte chez les femelles anagoniques dérivées est donc régi par des relations sensiblement constantes dans toutes les souches; mais, dans les trois autres catégories de femelles, la valeur de ce caractère paraît dépendre de plus en plus de facteurs raciaux, un peu moins chez les catagoniques directes (encore proches des eugoniques), mais beaucoup plus chez les anagoniques directes (qui montrent un creux dans leur fécondité journalière) et surtout chez les catagoniques dérivées, les plus éloignées des eugoniques.

6. Fécondité journalière.

Voici le classement relatif des souches; les chiffres indiquent les pourcentages d'abaissement de la fécondité journalière par rapport aux femelles eugoniques.

	Fem. anag. directes	dérivées	fem. catag. directes	dérivées
Souche AD	17,4 (4)	3,6 (3)	2,7 (4)	47,3 (4)
— B1.....	—27 (1)	—22 (1)	—15 (1)	24 (3)
— R-150 ...	3,7 (3)	5,7 (4)	— 8 (2)	— 4 (2)
— R-155 ...	1,7 (2)	— 6 (2)	— 3 (3)	—48 (1)

On remarquera que le classement de la quatrième colonne (femelles catagoniques dérivées) est celui qui a été trouvé déjà au § 4 et qu'il suit exactement la variation de la fécondité journalière chez les femelles eugoniques des différentes souches. Les femelles anagoniques dérivées sont classées comme au § 1 et comme les femelles catagoniques directes au même paragraphe, ce qui indique surtout pour les premières et dans toutes les souches, une variation de la fécondité journalière plus ou moins parallèle à celle des caractères majeurs (fécondité totale essentiellement). Quant à la fécondité journalière des catagoniques directes, elle suit ici des variations originales, exactement inverses de celles du nombre de jours de ponte chez les femelles catagoniques dérivées (§ 5) (*fig.* 8).

CHAPITRE V

CARACTÈRES DU DÉVELOPPEMENT CHEZ LES FEMELLES EUGONIQUES

1. *Durée des stades larvaires.*

Il y a trois mues avant la mue imaginale si l'on excepte celle qui se produit au moment de la rupture du chorion de l'œuf. L'*Aphis leguminosae* est en effet ovovivipare. Les larves sont ardoisées, couvertes d'une fine cire; l'adulte est noir brillant. Nous ne nous occupons pas ici des ailés; il existe des « intermédiaires » signalés à Durban par Van der Merve (1931).

Voici les durées moyennes des stades observés dans nos élevages en tubes :

Souche AD	Stade I : 1,94 (1);	II : 1,50 (2);	III : 1,40 (4);	IV : 0,65 (1)
— B1	2,00 (2);	1,65 (4);	0,78 (1);	1,53 (4)
— R-150	2,01 (3);	1,25 (1);	1,19 (2);	0,91 (3)
— R-155	2,34 (4);	1,51 (3);	1,24 (3);	0,81 (2)
Moyenne	2,05;	1,55;	0,97;	1,11.

Sauf dans la souche B1, les stades successifs sont de plus en plus courts. Deux anomalies sont repérables : le stade III long chez AD et le stade IV long chez B1. Le tableau de fréquence des dates de mue dans le premier cas montre qu'un nombre élevé de larves III chez AD passent au stade IV seulement le cinquième jour; de plus, il y a dans la même souche un retard fréquent du passage au stade A, retard qui est très fréquent aussi dans la souche B1.

D'une façon générale, le passage au stade II se fait surtout le deuxième jour, le passage au stade III le troisième jour, souvent le quatrième (chez B1 et R-155), le passage au stade IV surtout le quatrième jour chez B1, le quatrième ou le cinquième chez R-150, surtout le cinquième chez AD et aussi bien le cinquième que le sixième chez R-155; le passage au stade A a lieu surtout le cinquième jour chez R-150 et R-155 et surtout le sixième chez AD et B1. Cette évolution paraît assez anarchique. D'ailleurs, les influences qui jouent doivent être fort complexes car la durée du stade I classe les souches comme la fécondité journalière (Ch. II, § 6) (influences surtout raciales); la durée du stade II, comme le nombre de jours de ponte (Ch. II, § 4), est proportionnelle à la valeur des caractères variant de façon parallèle dans l'espèce, tandis que la durée des stades III et IV classe les souches comme le nombre de jours de ponte des femelles catagoniques

dérivées ou la fécondité journalière des catagoniques directes (Ch. III, § 5 et 6), c'est-à-dire d'une façon absolument indépendante de la souche.

Le seul cas où se manifeste un caractère de valeur calculable pour toute l'espèce est donc la longueur du stade II. Cela est certainement dû à la stabilisation de la mortalité à ce stade, nous reviendrons sur ce point.

2. *Durée des phases du stade adulte.*

Les femelles adultes ne se multiplient pas de suite, il existe une période de maturation; après la ponte existe une période de « sénilité » (période « post-reproductive » de Bodenheimer). Voici la durée de ces phases :

	maturation	sénilité	mort moy. le	âge à la fin de la ponte
Souche AD...	2,27 j (2)	2,41 (1)	7,71e j (4)	16,9 (2)
B1....	2,09 j (1)	2,78 (3 ou 2)	8.05e j (3)	15,46 (3)
R-150.	4,50 j (4)	3,26 (4)	8,18e j (2)	17,55 (1)
R-155.	2,99 j (3)	2,76 (2 ou 3)	8,89e j (1)	15,29 (4)
Moyenne.....	2,76	2,74	8,48e j	16,21

Van der Merve (1931) indique 1 à 4 jours de maturation pour les ailés. Dans la première colonne, le classement est le même que celui donné pour l'intervalle entre générations eugoniques (Ch. II, § 1). La

Légende de la planche.

Fig. 8 : Fécondité journalière chez les femelles non-eugoniques par rapport à la fécondité journalière des femelles eugoniques au fur et à mesure qu'on s'éloigne de ces dernières. – Trait plein : souche AD; tirets : B1; .....: R - 155; points et tirets : R - 150; E : eugoniques; A : anagoniques; C : catagoniques; D : directes; d : dérivées.

En haut : comparaison faite dans l'intérieur de chaque souche, la fécondité journalière des lignées eugoniques égalant 100.

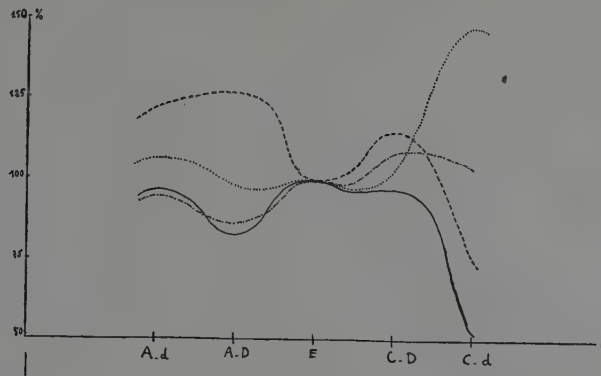
Au milieu : comparaison faite avec la lignée eugonique de la souche la plus féconde (AD) prise pour base égale à 100.

La fécondité journalière s'élève d'abord en général dans les lignées directes, puis retombe en général dans les lignées dérivées, plus bas que la normale.

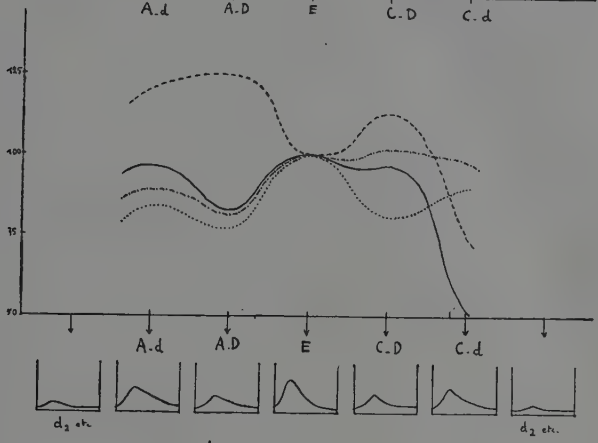
En bas : allure de la première partie de la courbe de fécondité typique (cf. *fig.* 7) dans les lignes eugoniques (centre), directes et dérivées (en s'éloignant du centre) d_2, d_3, etc. : lignées dérivées des 2e, 3e degré, etc.

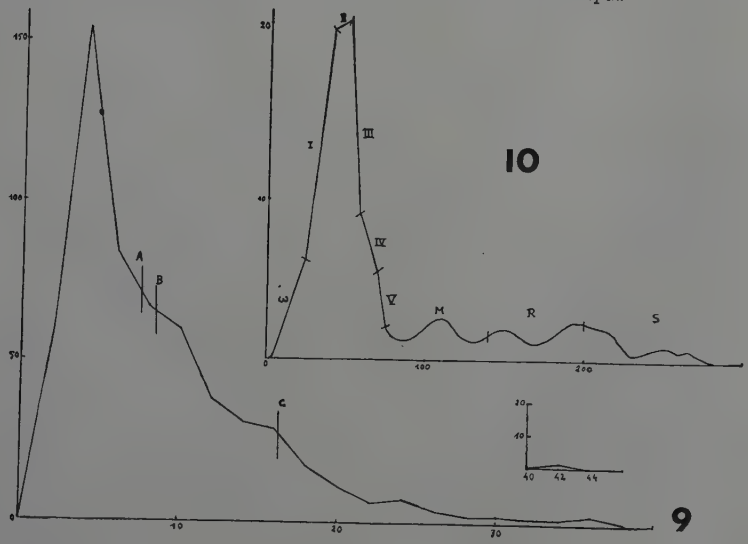
Fig. 9 : Longévité de l'*A. leguminosae* (Lignées eugoniques pour l'ensemble des 4 souches). En ordonnées le nombre d'individus, en abscisses le nombre de jours vécus. En carton le prolongement de la courbe au delà de quarante jours. A : début de la ponte; B : vie moyenne; C : fin de la ponte.

Fig. 10 : Longévité du *Schistocerca gregaria* Forsk. (d'après Bodenheimer). ω : œuf; I à V : stades larvaires; M : maturation; R : reproduction; S : sénilité.


150 %
125
100
75
50
A.d
A.D
E
C.D
C.d

8


125
100
75
50
A.d
A.D
E
C.D
C.d
d2 ch.
d2 ch.


150
100
50
A
B
C
0
10
20
30
20
10
I
II
III
IV
V
ω
M
R
S
0
100
200
20
10
40
42
44

10

9

période de maturation dépend essentiellement de la souche; la mort moyenne suit la fécondité journalière (Ch. II, § 6), elle dépend aussi de la race. L'approximation pour la deuxième colonne étant probablement supérieure à la différence calculée entre les souches B1 et R-155, on peut considérer que le classement y est le même que celui des souches pour la limite de position des femelles eugoniques (Ch. VI, § 9), la période de sénilité varie à peu près comme la fécondité journalière, c'est-à-dire suivant les souches. La date de ponte des derniers descendants classe les souches à l'inverse du rang des femelles eugoniques (Ch. II, § 9), c'est donc un caractère lié à ceux qui varient proportionnellement dans les différentes souches.

Les fréquences de date de passage des individus à la maturité s'établissent entre le sixième et le neuvième jour avec un gros maximum le huitième jour; la durée de la sénilité paraît suivre une distribution de Poisson, avec une prédominance légère à 3 jours. Le dernier descendant naît le plus fréquemment du 12e au 14e jour, mais la courbe est très étalée du 8e au 21e jour; il y a un maximum secondaire le 24e jour. La très grande fréquence de la mort vers le 8e ou 9e jour correspond probablement à une sensibilité beaucoup plus grande de la femelle au moment du passage à la phase mature.

CHAPITRE VI

MORTALITÉ. ÉVOLUTION DES POPULATIONS APHIDIENNES

Les caractères précédemment étudiés permettent d'évaluer la force d'expansion de l'*Aphis leguminosae*. La mortalité, inverse de la longévité, est au contraire un caractère négatif; lorsque ce dernier caractère sera évalué et que nous l'aurons considéré sous l'angle démographique, il sera possible de suivre l'évolution des populations.

1. *Mortalité. Longévité.*

Conformément au polygone de fréquence des âges atteints par les individus des différentes souches, la mortalité croît jusqu'au quatrième ou cinquième jour où elle présente un maximum très marqué correspondant aux stades II et III (jeunesse) (*fig.* 9), elle décroît ensuite assez régulièrement, non sans présenter toutefois une certaine augmentation avant le 8e jour (crise de maturation, A), puis après le 16e jour (fin de la ponte, C). Ces trois périodes correspondent respectivement aux crises très connues chez les animaux — dont l'homme (Landry, pp. 222 et suiv.), — la crise de mortalité infantile, la mortalité pubertaire et la mortalité de maturité ou « retour d'âge ». Chez les insectes ces crises ont été observées par Shelford (1915) et par Bodenheimer qui, en 1938, les a bien mises en évidence chez *Schistocerca gregaria* (*fig.* 10).

2. *Aspects démographiques de la mortalité.*

D'après les données fournies par le traité de démographie de Landry, nous avons établi la courbe de survie des femelles eugoniques pour les 4 souches ensemble, puis celle du quotient de mortalité et celle de l'espérance de vie pour chaque jour de vie de l'*A. leguminosae*.

Il y existe 4 types de courbe de survie : le type « rectangulaire » (Pearl, 1940) observé chez l'Homme, le type « diagonal » observé chez *Blatta orientalis*, *Drosophila melanogaster* et chez la souris, le type « intermédiaire » observé chez *Tribolium confusum* (Pearl, Park & Miner, 1941); tout à fait à l'opposé des courbes rectangulaires se situent des courbes très creuses qui devaient être appelées « rectangulaires négatives » (Allee & Coll.) par exemple chez *Agriolimax agrestis* (Limace); l'Homme dans l'Inde aurait une courbe de ce genre. Celle de l'*A. leguminosae* en Côte d'Ivoire appartient à cette dernière catégorie, caractéristique d'un mauvais état démographique (*fig.* 13).

Le quotient de mortalité Qx à l'âge x ou probabilité de mort de l'âge x à l'âge $x + 1$ est le rapport $Qx = dx/Sx$, rapport du nombre dx

des décès de l'âge x à l'âge $x + 1$ au nombre des survivants arrivant à l'âge x. La courbe des pourcentages chez l'*A. leguminosae* montre une certaine constance entre les âges de 6 à 30 jours. La ressemblance est frappante avec la courbe donnée par Bodenheimer pour *Schistocerca gregaria* (*fig.* 11) et avec la courbe humaine (*fig.* 12).

L'espérance de vie moyenne à l'âge x est égale au nombre de jours de vie qui reviendraient à chacun des survivants à l'âge x si le nombre total de jours qu'ils ont à vivre était également partagé entre eux (*fig.* 13).

Chez l'*A. leguminosae* dans les conditions d'élevage que nous lui avons imposées (voisines des conditions extérieures en Côte-d'Ivoire), l'espérance de vie à la naissance n'atteint que difficilement l'âge adulte mature soit environ 1/5 de la longévité maximum : le puceron est donc là dans des conditions approchant de sa limite de conservation. Comme le quotient de mortalité, l'espérance de vie reste presque constante pendant un laps de temps assez long (de 10 à 28 jours).

Comparons à ce qui se passe dans l'espèce humaine. De gros efforts y ont été faits pour rapprocher l'espérance de vie de la longévité maximum; si dans l'Inde la valeur n'en est encore que de 27 ans (1/4 du maximum), elle est égale actuellement à 68 ans (plus les 2/3) en Nouvelle-Zélande (Landry, p. 227). Or, chez les pucerons la mortalité étant très forte dès les premiers stades larvaires, c'est elle qui prend graphiquement l'allure de l'espérance de vie de l'homme civilisé. Corrélativement la courbe d'espérance de vie du puceron prend l'allure de la courbe de survivance de l'homme; elle se rapprocherait assez de celle que Ranson (1941) a établie pour le *Microtus agrestis* (campagnol).

Légende de la planche.

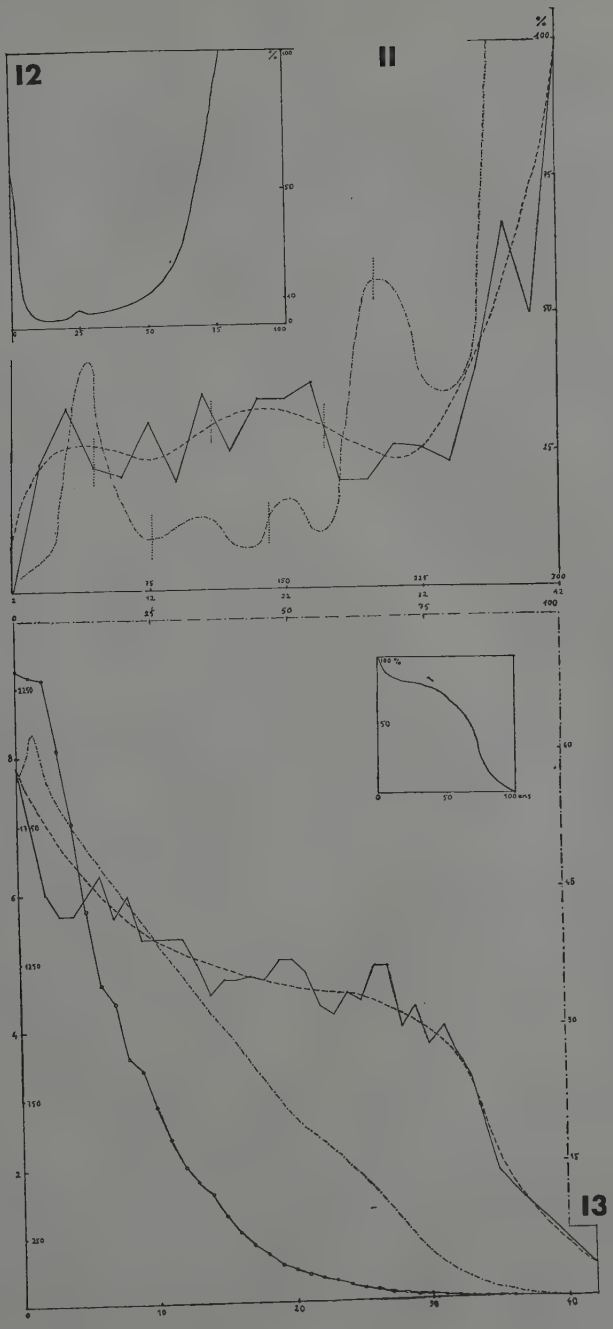
Fig. 11 : Quotient de mortalité de l'*Aphis leguminosae* (trait plein et courbe arrondie en tirets). Quotient de mortalité du *Schistocerca gregaria* d'après Bodenheimer, en points et tirets. En ordonnées, à droite, le quotient en %; en abscisses l'âge des insectes en jours (de 2 à 42 pour l'*Aphis*, de 0 à 300 pour le *Schistocerca*).

Fig. 12 : Quotient de mortalité de l'Homme (en ordonnées, à droite, en %). En abscisses l'âge de l'Homme (de 0 à 100 ans). On remarque une élévation du quotient un peu avant 25 ans (années précédant le mariage).

Fig. 13 : Données démographiques relatives à l'*Aphis leguminosae* et à l'*Homme*. En trait plein, points cerclés : courbe de survie de l'*Aphis* (« rectangulaire négative »); en ordonnées nombre de survivants de plus de 2.250 à 0; en abscisses, âge en jours. Comparer avec la courbe relative à l'*Homme*, placée en carton (courbe « rectangulaire positive »).

En trait plein, points non cerclés, espérance de vie brute chez l'*Aphis*; en tirets la même courbe, arrondie; valeur en jours portée en ordonnées, de 0 à 8; âges comme pour la courbe de survie.

En points et tirets, espérance de vie chez l'*Homme* civilisé, en années de 0 à plus de 60 (ordonnées à droite) pour les différents âges de 0 à 100 ans (abscisses en haut).


12
11
13

3. *Stérilité.*

En réalité, il s'agit presque uniquement d'une stérilité de fait dûe à ce que de nombreuses femelles n'atteignent pas le stade A. Nous ne tiendrons pas compte de la stérilité physiologique. Voici les pourcentages de femelles eugoniques non stériles observés dans les 4 souches.

Souche AD.....	41,8 % (2)	Moyenne : 37,8 %.
— B1.....	30,2 % (4)	
— R-150.....	46,0 % (1)	
— R-155.....	38,9 % (3)	

On remarque que ce pourcentage classe les souches comme le temps minimum de développement, la durée de la ponte et la fécondité totale (Ch. II, §§ 2 et 3). Le nombre de femelles non stériles varie donc de façon parallèle aux caractères biologiques principaux dans toutes les souches.

Pour les femelles ana et catagoniques, nous distinguons les lignées directes (A), des dérivées (B).

	anag. A	anag. B	catag. A	catag. B
Souche AD	29,5 (1)	8,1 (4)	27,2 (1)	6,6 (4)
Souche B1	18,7 (4)	9,0 (3)	20,2 (4)	10,4 (1)
— R-150.....	29,0 (2)	11,7 (1)	26,7 (2)	6,7 (3)
— R-155.....	25,1 (3)	10,2 (2)	24,9 (3)	7,4 (2)
Moyenne.....	26	10,2	24,7	7,8

1/4 des femelles anagoniques et catagoniques des lignées directes arrive au stade A mature; 8 à 10 % seulement y parviennent chez les lignées dérivées. Pour les lignées directes, le classement des souches est très voisin de celui qui a été relevé chez les femelles eugoniques. Chez les femelles catagoniques dérivées, il est exactement inverse. Dans tous les cas, les variations sont sensiblement parallèles d'une souche à l'autre. Chez les femelles anagoniques dérivées le classement est donc inverse de celui qu'on observe pour la limite des première et dernière femelles eugoniques (Ch. II, § 9).

Dans l'ensemble, le pourcentage de femelles non stériles peut donc servir à des calculs généraux pour la prévision des variations des populations aphidiennes.

4. *Généralités sur l'évolution des populations aphidiennes.*

Dans l'évolution des populations, les facteurs dont tout résulte en dernière analyse sont la mortalité et la fécondité (Landry, p. 498), mais de plus ici l'existence de femelles eugoniques, ana et catagoniques traduit une hétérogénéité de base de la population; l'existence de ces catégories, comme nous le verrons plus loin dépend de la *compétition* qui s'exerce entre les membres de la population. C'est un facteur supplémentaire dont il faut tenir compte.

Nous avons vu que le caractère fécondité totale varie de façon régulière dans toutes les souches et peut caractériser leur état; il en est de même de la mortalité; ces caractères varient parallèlement. On peut fonder des calculs sur leur valeur.

D'autre part, ayant évalué les différences de fécondité et de mortalité entre les femelles eugoniques et les femelles non eugoniques, nous sommes en mesure d'évaluer de façon approchée quelle proportion de population peut provenir de ces trois catégories de femelles.

5. *Rôle de la fécondité dans l'évolution des populations.*

Pour l'ensemble des 4 souches, les fécondités totales sont les suivantes :

		Moy.			Moy.
Fem. anag.	dir. : 9,42 / dér. : 6,70	7,34	Fem. eugon. : 13,98	Fem. catag. dir. : 7,30 / dér. : 4,59	6,01

Pour une femelle de chacune des 5 catégories, le nombre des descendants serait le suivant au bout de 7 générations environ, compte non tenu de la mortalité :

Femelles anag.	directes : 600.000 / dérivées : 650.000	Fem. eugon. 110.000.000	Femelles catag.	directes : 1.100.000 / dérivées : 45.000

Les femelles eugoniques produisent donc au bout de peu de générations un nombre de descendants beaucoup plus considérable que les femelles non eugoniques.

Voici la proportion approximative des différentes catégories de femelles au départ d'une population :

Fem. anag.	dir. : 6 % / dér. : 11 %	total : 17 %	Fem. eugon. : 6,5. %	Fem. catag.	dir. : 38 % / dér. : 37 %	total : 75 %

En supposant que la population au départ compte 4 anagoniques dérivées, 1 anagonique directe, 2 eugoniques, 6 catagoniques directes et 6 catagoniques dérivées, la population descendant de ces différentes catégories à la 7e génération est la suivante :

Femelles anag.	directes : 2.400.000 / dérivées : 5.500.000	Fem. eugon. : 220.000.000	Femelles catag.	directes : 6.600.000 / dérivées : 260.000

Les femelles eugoniques donnent 93 % de la population.

6. *Rôle de la mortalité.*

Le pourcentage de femelles atteignant le stade adulte est le suivant :

Femelles anag.	directes : 22 à 26 % / dérivées : 10 à 20 %	Fem. eugon. : 30 à 50 % :	Femelles catag.	directes : 25 à 18 % / dérivées : 8 à 18 %

En résumé, on peut prendre pour base 40 % chez les femelles eugoniques et 15 % dans les deux autres grandes catégories. Le facteur de correction à apporter aux derniers nombres que nous avons calculé sera donc respectivement de 0,4 et 0,15. Nous élèverons ces facteurs aux puissances successives à chaque génération, obtiendrons comme résultat pour l'évolution de la population de la 1re à la 7e génération le tableau suivant :

Génération	Femelles anagoniques directes	Femelles anagoniques dérivées	Femelles eugoniques	Femelles catagoniques directes	Femelles catagoniques dérivées
1re	4,02	2,35	11,2	10,95	4,14
2e	4,47	5,28	60	19,08	2,92
3e	4,8	12,45	370,5	35,25	2,32
1e	5	35,1	2.000	76,5	1,62
5e	4	80,3	11.200	132	1
6e	4,32	207	62.800	270	0,68
7e	4,8	455	330.000	462	0,52

Ceci indique que les lignées dérivées tendent à disparaître et que la descendance des femelles eugoniques tend à constituer toute la population.

7. *Rôle de la compétition entre femelles eugoniques et non eugoniques.*

Le pourcentage de population engendré par les femelles eugoniques et non eugoniques génération après génération, tel que nous venons de le

---

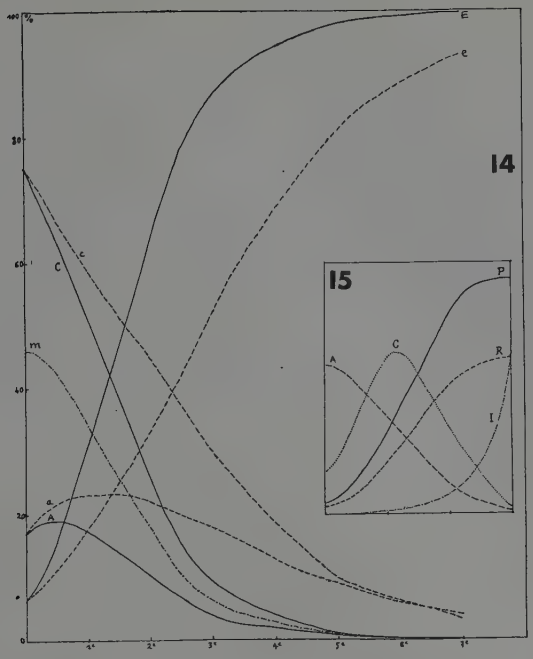
Légende de la planche.

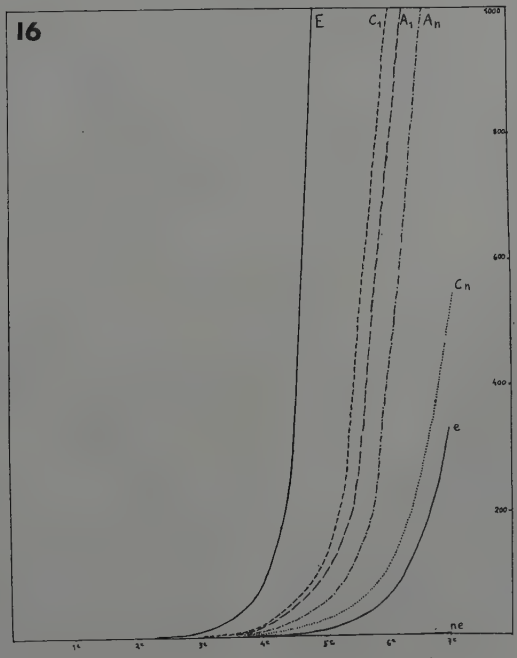
Fig. 14 : Courbes caractéristiques de la compétition chez l'*A. leguminosae*. Courbes avant correction de mortalité en tirets. Courbes après correction de mortalité en trait plein ou en points et tirets.

E et *e* : courbes logistiques indiquant le pourcentage de descendants issus de femelles eugoniques. A et *a* : pourcentage de descendants issus des anagoniques; C et *c* : pourcentage de descendants issus de catagoniques. En ordonnées : pourcentage de la population totale; en abscisses : nombre de générations.

Fig. 15 : Caractéristiques de compétition d'une population de *Paramécies* (d'après Gause, 1934). P : croissance de la population (courbe logistique); R : résistance du milieu; I : intensité de la lutte pour la vie; C : taux de croissance; A : degré de réalisation du potentiel d'accroissement.

Fig. 16 : Progression des fractions de populations d'*Aphis leguminosae* issus de femelles eugoniques (E), de catagoniques (C) et d'anagoniques (A) au taux de 5 par génération. En ordonnées milliers d'individus, en abscisses nombre de générations. E, C et A, sans correction de mortalité; C_1, lignées catagoniques directes; *Cn*, lignées catagoniques dérivées; A_1, lignées anagoniques directes; *An*, lignées anagoniques dérivées; *e*, lignées eugoniques après correction de mortalité et *n e* lignées non eugoniques après correction de mortalité.


14
15
E
e
C
c
m
a
A
P
R
I
0
20
40
60
80
100 %
1c
2c
3c
4c
5c
6c
7c


16
E
C_1
A_1
A_n
C_n
e
ne
1000
800
600
400
200
1c
2c
3c
4c
5c
6c
7c

calculer, est porté au graphique 14. La courbe obtenue est une logistique (terme créé par VERHULST en 1835 sur les observations de QUÉTELET). Plusieurs autres auteurs s'en sont servi (cf. LANDRY, p. 533-5; ALLEE & Coll., p. 302 et suiv..). On remarquera l'analogie entre les courbes relatives aux trois catégories de femelles d'*Aphis leguminosae* et celles de GAUSE (1934) relatives aux caractères de la compétition dans une population de *Paramecium caudatum* (*fig.* 15). La compétition entre espèces donne lieu à l'établissement de courbes analogues (Th. PARK, 1948; PARK, GREGG et LUTHERMANN, 1941; GAUSE, NASTUKOVA & ALPATOV, 1934).

La population est donc sans cesse sélectionnée d'après sa fécondité, d'autant plus que la fécondité s'élève à des taux plus considérables et c'est aux femelles eugoniques qu'on doit les invasions d'*A. leguminosae*.

Sur le graphique 14, on a porté également les pourcentages de population qui seraient issus des différentes catégories de femelles sans correction de mortalité. L'importance des différences entre les deux sortes de courbes donne une idée de l'importance de la mortalité; on se rend compte en même temps de ce qu'une réduction de la mortalité provoquerait si elle avait lieu : les lignées eugoniques seraient moins vite prépondérantes, mais l'invasion serait beaucoup plus redoutable.

Ces résultats ne tiennent pas compte du fait qu'à chaque génération les femelles eugoniques donnent naissance non seulement à des femelles eugoniques, mais aussi à des femelles ana et catagoniques. Le graphique représente donc une évolution maximum. A certaines époques, dans nos élevages, nous sommes parvenu à rendre le pourcentage de femelles eugoniques presque constant, ce qui équivaut à l'évolution minima. Dans la nature, l'évolution oscille entre ces deux cas. Les conditions naturelles de la compétition seront étudiées plus loin.

8. *Raison de progression de la population :*

Il est possible d'estimer la position du devenir d'une population aphidienne entre l'évolution maxima et l'évolution minima qui viennent d'être définies. Il suffit pour cela d'établir la raison géométrique de progression de la population.

Pour des fécondités, des mortalités et des pourcentages de femelles eugoniques tels que ceux qui ont été indiqués plus haut la raison de progression de la population est de l'ordre de 3 à 5. Nous avons construit les courbes de croissance de nombreuses populations, nous en verrons des types plus loin. La courbe, qui est exponentielle, indique que la population devient alors envahissante vers la 6e génération, soit dans un délai de 40 à 50 jours dans la nature (*fig.* 16). Les populations issues de femelles ana et catagoniques demanderaient 16 générations pour devenir envahissantes, ce qui équivaut à 120 jours : rares

seraient les régions où les conditions de développement ne seraient pas alors de nouveau défavorables (cf. 3e Partie).

De nombreux auteurs prétendent que la raison d'accroissement des populations aphidiennes est incomparablement supérieure à celle de l'espèce humaine. Or, les calculs sont généralement fondés sur des bases d'où sont exclus la mortalité et la dégénérescence des lignées. Si l'on considère le taux de multiplication nette (LANDRY, p. 325) ou « taux véritable d'accroissement » ou « taux intrinsèque » de DUBLIN et LOTKA (1925) ou « taux rectifié » (LANDRY, p. 491), la population humaine ne s'accroît guère moins vite que celle de l'*A. leguminosae* dans des pays comme le Chili, le Japon, le Mexique (taux peu inférieur à 2,7 jusqu'en 1939). D'après MALTHUS, la population humaine naturelle double en 25 ans (taux = 2). Les chiffres relatifs aux aphides frappent l'imagination surtout parce que la génération est de 8 jours au lieu de 25 ans et que la mortalité est beaucoup plus forte que chez l'homme.

CONCLUSION

La force d'expansion de l'*Aphis leguminosae* dépend de la valeur des caractères biologiques de cette espèce. Cette valeur n'est pas la même chez tous les individus d'une même descendance, elle est optimum chez les femelles parthénogénétiques que nous nommons eugoniques, et elle est moindre chez les premières nées (anagoniques) et chez les dernières nées (catagoniques); les femelles anagoniques constituent dans nos élevages 17 % du total, les eugoniques 7 % et les catagoniques 75 % environ.

Pour les femelles eugoniques, les caractères de fécondité totale (14 descendants), temps minimum de développement (6,5 jours), durée de la ponte (6,7 jours) sont liés entre eux et varient parallèlement dans toutes les souches. Les caractères de fécondité journalière (2,1 individus), intervalle entre générations eugoniques (8,6 jours) ne sont pas liés aux précédents de façon semblable dans toutes les souches, et dépendent probablement de facteurs raciaux. Les premiers caractères permettent de faire des calculs valables pour l'épidémiologie.

Outre les valeurs moyennes, les valeurs extrêmes ont été examinées. Une femelle peut produire jusqu'à 62 descendants, et pondre pendant 43 jours; la multiplication peut, grâce à la néoténie, survenir au bout de 2 jours de développement (stade II).

Le développement normal, dont la durée entre en ligne de compte pour connaître la durée d'une génération comprend normalement 5 stades, le stade I dure 2 jours, le stade II : 1,5 jours, les stades III et IV : 1 jour; la maturation du stade A dure 2 jours 3/4. Après la ponte, la durée de la sénilité atteint 2 jours 3/4.

La mortalité est de 60 % chez les femelles eugoniques jusqu'à la ponte; elle est de 85 % chez les autres femelles qui jouent dans les calculs le rôle d'individus stériles. La grosse crise de mortalité a lieu vers les 4e et 5e jours, il y en a une moins forte avant que la ponte subléthale se déclanche, puis une autre à la fin de la ponte. Le quotient de mortalité est assez constant entre 6 et 30 jours d'âge (25 à 30 %), l'espérance de vie reste aussi constante entre 10 et 22 jours (4 à 5 jours).

Par suite de la valeur de leurs caractères, les femelles eugoniques tendent à produire la totalité des individus qui envahissent les cultures d'Arachide dans la nature, mais au fur et à mesure que les populations augmentent, la compétition augmente et le pourcentage de femelles eugoniques baisse, ce qui diminue la prépondérance des femelles eugoniques et abaisse la raison géométrique de progression de la population. Pour les valeurs des caractères cités plus haut, la raison de la progression est de 3 à 5 par génération.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFLUENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES

GÉNÉRALITÉS

Dans la première partie de cette étude, nous avons présenté en quelque sorte une analyse démographique des caractères des populations de l'*A. leguminosae*, soumises à des conditions sensiblement constantes. Et, comme dit LANDRY (p. 507), « il faut maintenant rechercher de quoi dépendent cette mortalité et cette fécondité auxquelles la démographie ramène tout ». Nous examinerons d'ailleurs les variations d'autres caractères biologiques, comme la durée de la ponte, la fécondité journalière, la durée du développement larvaire et le cycle reproductif. De plus, chez les Aphides existe un caractère particulier : l'apparition des ailés.

Le chapitre VII sera consacré à l'influence de la température et de l'humidité combinées sur la valeur des caractères biologiques; au chapitre VIII nous dégagerons la part qui revient dans cette variation, d'une part aux difficultés d'adaptation que rencontrent les aphides aux conditions expérimentales — fait classique et de grande importance en aphidologie — et d'autre part aux influences raciales.

Au chapitre IX, nous examinerons l'évolution de la population en fonction des facteurs précédents.

Au chapitre X, nous traiterons de l'action directe ou indirecte de la lumière sur les femelles aptères.

Au chapitre XI, sera étudiée l'influence de la lumière sur l'apparition des formes ailées.

Le chapitre XII traitera de l'influence des phénomènes physiologiques particuliers au végétal-hôte sur l'apparition des formes ailées.

Enfin, au chapitre XIII, nous reconnaîtrons quelles sont les interactions des aphides entre eux, comme la compétition, et les relations existant entre les parents et les descendants, en nous référant spécialement à la production d'ailés.

CHAPITRE VII

ACTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HUMIDITÉ COMBINÉES

1. *Expression des variations des caractères biologiques en fonction de la température et de l'humidité.*

Plusieurs auteurs dont Blunck et Bodenheimer, ont tenté de relier la valeur de divers caractères biologiques, chez les insectes en particulier, aux variations de la température; d'après ces auteurs, la loi du développement est exprimée par un arc d'hyperbole admettant pour asymptotes le zéro de développement (température à laquelle aucun développement n'a lieu) et l'axe des températures. Cette loi s'accorde bien avec le développement des insectes aquatiques et avec le développement des insectes xérophiles, mais n'explique que bien peu rigoureusement le développement d'autres insectes tels que *Icerya Purchasi*. Balachowsky a montré que, pour cette espèce, le zéro de développement est de 8,5° et non de 13° comme le prévoit la théorie.

Les aphides sont dans le même cas (Uvarov, 1931, Kennedy, 1927; Lathrop, 1923; Davidson, 1935; Wadley, 1936; Smith, 1937). Nous avons donc pensé que l'on pouvait obtenir des graphiques beaucoup plus utilisables en rapportant les degrés du développement (entendu au sens le plus large) à la fois à la température et à l'humidité, ce qui, de plus, a l'avantage de simplifier beaucoup l'expérimentation surtout en climat subéquatorial.

Pour interpréter nos graphiques, après avoir fait un inventaire des formules reliant la température et l'humidité, nous avons adopté en la modifiant la formule de la température équivalente (T*e*) de Hubert (1926). Cette formule était $Te = t + 1{,}6\ f$; t représentait la température ambiante et f la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'air ambiant. Nous avons adopté la formule : $Th = Kt + 1{,}6\ c\ d\ f$ U, T*h* étant appelé « degré hygrothermique »; K est une constante généralement égale à 1; c est la capacité calorifique de l'eau; d, la densité de la vapeur d'eau; f, la tension maxima de la vapeur d'eau à t; U, l'humidité relative, et nous avons admis que, dans certains cas, un des facteurs peut s'annuler. Cette formule a l'avantage de tenir compte de f et de s'accorder avec le déficit de saturation utilisé par Burton (1931) et Mac Gill (1945).

Nous avons essayé d'abord d'appliquer cette formule à des cas déjà étudiés, comme celui de la variation de la mortalité du ver des pommes *(Enarmonia pomonella)* rompant sa diapause hivernale dans différentes conditions de température et d'humidité (Shelford, 1927). Le graphique 17 montre que T*h* = constante = 60 sert d'axe à l'opti-

mum et traverse les courbes de mortalité suivant des points bien définis; la zone où le calcul de la mortalité par *Th* s'accorde à 10 % près avec les courbes expérimentales entourées de pointillés, comprend des portions de courbes de 20, 30 et 40 % de mortalité dont les irrégularités se trouvent ainsi expliquées.

2. *Essais.*

Nous disposions de batteries d'étuves dont nous avions réglé la température et l'humidité à l'aide de lampes électriques et de produits chimiques ($CaCl^2$, KOH, etc...). Un frigidaire Kelvinator de 200 litres a été équipé d'appareils enregistreurs; la température a été réglée par thermostat, et a été fournie par des lampes ordinaires; un ventilateur brassait l'atmosphère sur une couche d'eau afin d'obtenir une atmosphère homogène et convenable dans tout l'appareil.

3. *Durée des essais.*

Dans certaines conditions trop extrêmes les pucerons ne se reproduisent pas indéfiniment et les essais sont arrêtés au bout d'un temps variable. Dans le graphique 18, la courbe en trait gras indique la limite des conditions au-delà desquelles on n'a plus de multiplication possible, la courbe en tirets indique la limite en deçà de laquelle la multiplication peut se faire indéfiniment. Entre les deux figurent les essais qui sont morts après une ou x générations. La forme de ces courbes rappelle celle des courbes de mortalité obtenues par SHELFORD (§ 1).

Nous avons obtenu dans les zones où la multiplication n'est pas possible un certain nombre de cas :

– 1. Pas de développement chez les larves ni de multiplication des adultes introduits.
— 2. Une mue chez les larves (quelquefois les IV donnent des adultes), pas de multiplication des adultes introduits.
— 3. Une mue chez les larves (quelquefois les IV donnent des adultes), les adultes introduits donnent une génération de descendants.

En deçà de cette limite, nous avons obtenu les catégories suivantes :

— 4. Deux mues chez les larves (I donne III, II donne IV, et III donne adulte), les adultes introduits pondent ainsi que les IV et exceptionnellement les III devenus adultes.
— 5. Trois mues chez les larves (I donne IV, II donne adulte, etc.), les adultes introduits pondent ainsi que les individus devenus adultes, introduits aux stades II, III et IV.
— 6. Quatre mues chez les larves (I donne adulte, mourant sans se reproduire), les adultes introduits pondent ainsi que les II, III et IV devenus adultes.

— 7. Quatre mues chez les larves, tous les stades introduits peuvent devenir adultes et pondre.

Grâce à ces catégories, il a souvent été possible de situer les uns par rapport aux autres des essais pour lesquels nous n'avions pas de renseignements complets, à cause de la très forte mortalité qui accompagnait les conditions extérieures.

La catégorie 8 correspond aux essais comprenant les adultes introduits ayant donné des descendants féconds. Dans la catégorie 9 les descendants sont issus des individus introduits aux stades II, III ou IV. Dans la catégorie 10 les parents ont été introduits au stade I. Ces trois catégories montrent donc l'existence de deux générations dans les conditions des essais.

Dans les catégories 11 à 13, il y a trois générations dans les conditions des essais, dans les catégories 14 à 16, quatre générations et dans les catégories 17 à 19, cinq générations.

4. *Durée du développement larvaire.*

Le graphique 18 indique la durée moyenne du développement larvaire en fonction de la température et de l'humidité. Pour les essais dans lesquels on n'a pas obtenu de développement complet, on a donné un chiffre calculé théorique, entre parenthèses, en prenant pour bases les durées suivantes : stade I = 2 jours, stade II = 1 jour 1/2; stades III et IV = 1 jour chacun.

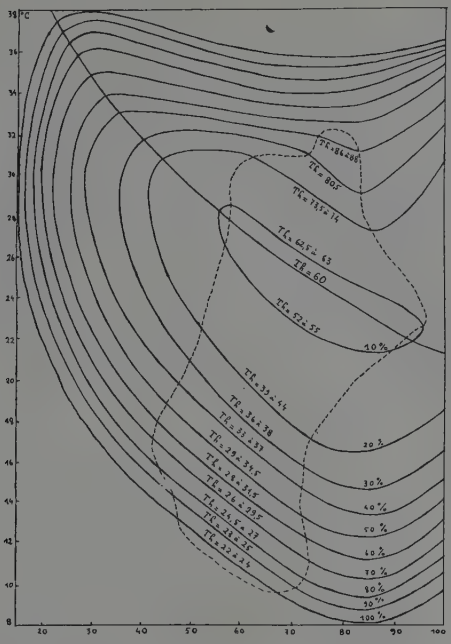
Nous avons établi des zones pour les durées suivantes : moins de 7 jours; 7 à 10 jours; 11 à 18 jours, plus de 18 jours. La durée infinie correspond au zéro de développement. Un tel point est situé près de la limite de multiplication (30°/75 % d'humidité). Le développement optimum se situe autour de T*h* = 50, mais peut être considérablement

Légende de la planche.

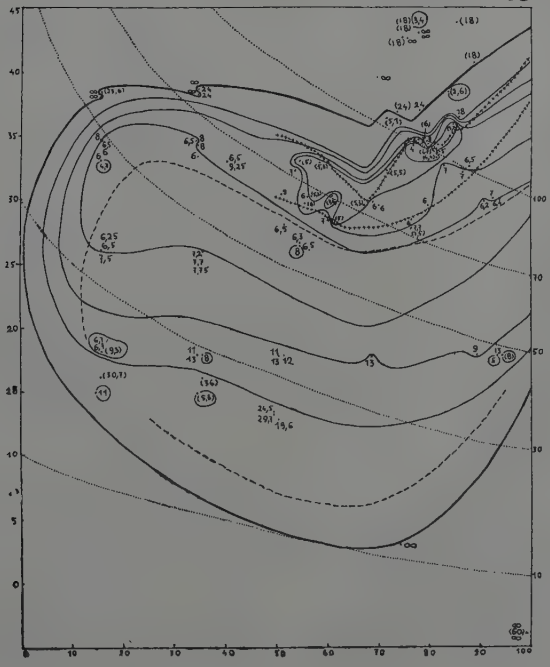
Fig. 17 : Pourcentage de mortalité chez *Enarmonia pomonella* (ver des pommes) rompant sa diapause hivernale dans différentes conditions de température et d'humidité (adapté de Shelford, 1927). En ordonnées les températures, en abscisses les humidités relatives en °/₀. L'optimum est traversé par la courbe T*h* 60. Les tirets entourent la zone dans laquelle les différentes courbes T*h* (22-24 à 86-88) sont suivies à 10 % près par les courbes de mortalité.

Fig. 18 : Durée du développement larvaire en jours. En ordonnées les températures, en abscisses les humidités relatives °/₀; en ordonnées, à droite, les degrés hygrothermiques T*h*.

La ligne grasse extérieure représente la limite de reproduction possible; la ligne de tirets représente la limite de reproduction indéfinie. Les autres courbes sont plus ou moins concentriques autour de l'axe T*h* 50 qui traverse la majeure partie de l'optimum (durée inférieure à sept jours).


°C
Th = 86 à 88
Th = 80,5
Th = 73,5 à 74
Th = 62,5 à 63
Th = 60
Th = 52 à 55
Th = 39 à 44
Th = 36 à 38
Th = 33 à 37
Th = 29 à 34,5
Th = 28 à 31,5
Th = 26 à 29,5
Th = 24,5 à 27
Th = 23 à 25
Th = 22 à 24
10 %
20 %
30 %
40 %
50 %
60 %
70 %
80 %
90 %
100 %

17



18

ralenti sans entraîner la mort des individus et sans compromettre la multiplication de l'espèce.

Dans les fortes humidités combinées aux hautes températures se situe une zone d'anomalies remarquable où la durée du développement non seulement passe à moins de 7 jours, mais tombe à 1,7 jour (34°/80 %). C'est là un ensemble de conditions très favorables à la reproduction néoténique; nous appellerons une telle zone « faux optimum » : les descendants ne se reproduisent pas si ces conditions restent constantes, le phénomène est d'ordre subléthal.

Autour du faux optimum se situe un assez grand nombre de points aberrants indiquant les troubles physiologiques dans ces régions, d'autant plus sensibles que nous avons constaté de très grandes différences de réaction individuelle.

5. *Durée du cycle reproductif.*

Le cycle reproductif diffère du développement larvaire parce qu'on tient compte de la maturation sexuelle.

Dans le cas où l'on n'a pu observer le cycle que par portions, on a calculé la durée des stades comme précédemment; la maturation a été comptée pour 2 jours.

Les zones adoptées pour le graphique 19 sont les suivantes : moins de 8 jours; 8 à 9 jours; 10 à 15 jours; 16 à 30 jours; plus de 30 jours (dans cette zone, valeur théorique). Ce graphique révèle comme le précédent l'existence d'un faux optimum dans les hautes températures combinées aux fortes humidités.

Les variations du cycle sont du même ordre que celles que Van der Merve a constatées dans la nature, suivant les saisons (6-16 jours pour les ailés, 5-15 pour les aptères).

6. *Durée de la ponte.*

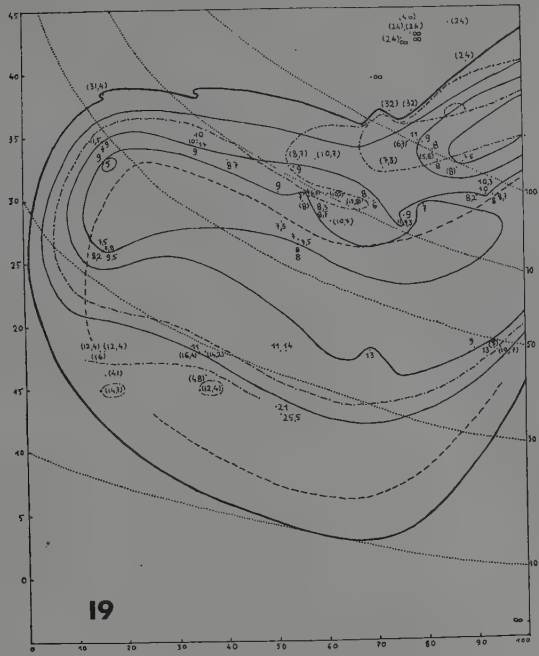
Le graphique des variations n'est pas du même type que les précédents; pour obtenir le même aspect (graphique 20), il faut diviser le nombre de jours de ponte par le nombre de jours du cycle. Faute de cette précaution, on aurait un maximum (mais non optimum) vers 10°/70 %. On aurait seulement des anomalies de courbes dans les combinaisons de fortes humidités et de hautes températures, et non

---

Légende de la planche.

Fig. 19 : Durée du cycle reproductif en jours. Mêmes coordonnées et mêmes limites que dans la figure 18. Optimum de moins de huit jours autour de Th = 60. On a représenté en points et tirets les courbes provenant de calculs dans les essais n'ayant pas fourni directement des données complètes.

Fig. 20 : Rapport du nombre de jours de ponte au nombre de jours du cycle. (Nombres multipliés par 10.) Mêmes coordonnées et mêmes limites que dans la figure 18. Optimum de moins de treize jours autour de $Th = 50$.


19

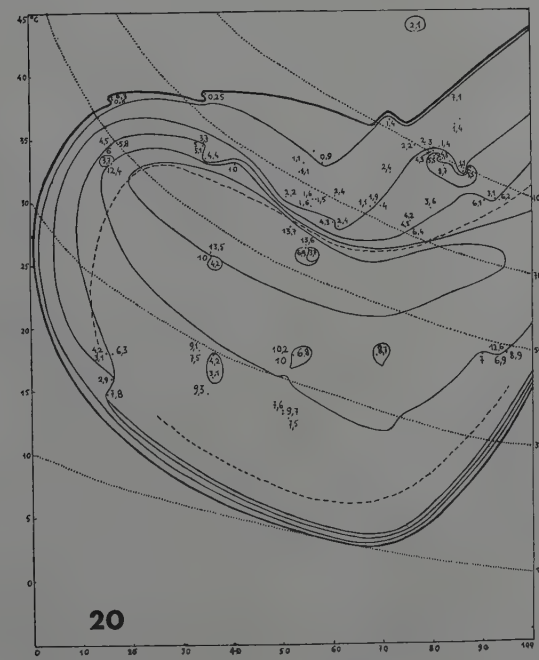
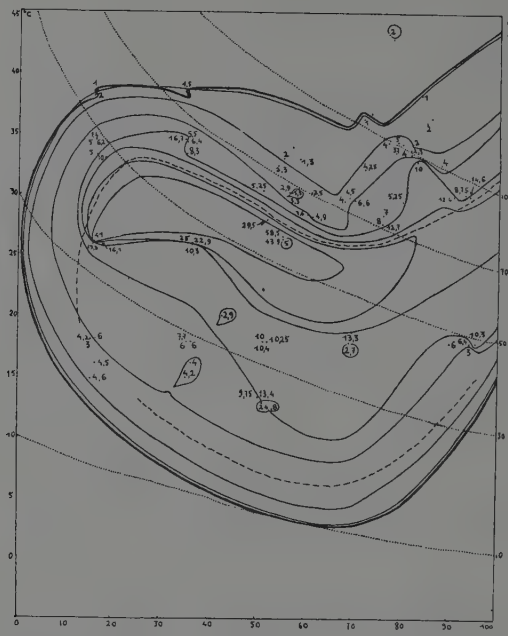
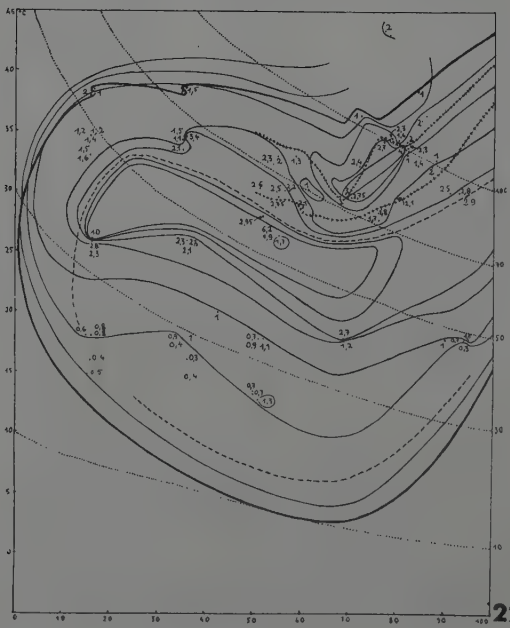

20

PLANCHE I.

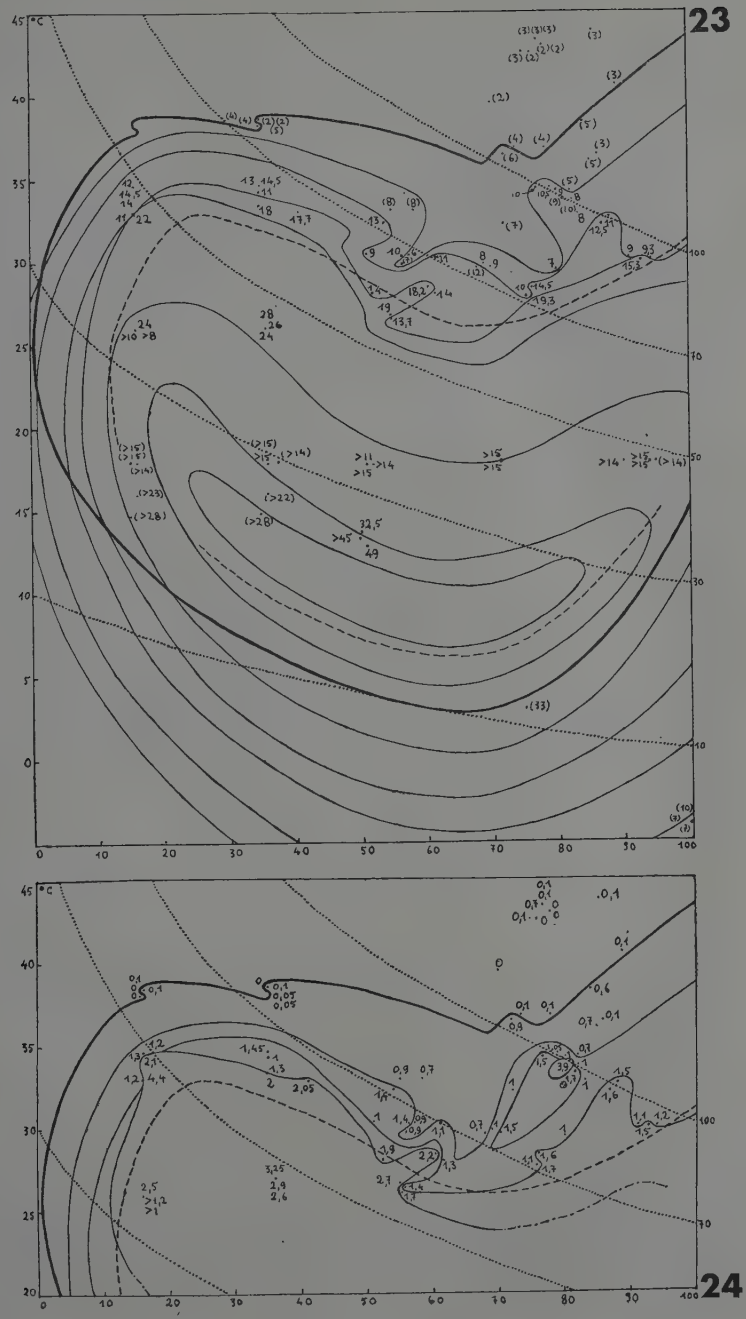


21



22

PLANCHE II.



pas un faux optimum bien dessiné comme on le voit sur la courbe T*h* = 100. La chute de la durée de la ponte est très rapide au voisinage de la limite de reproduction.

7. *Fécondité totale.*

Le graphique 21 des variations de la fécondité totale ressemble au précédent, l'optimum, moins étendu, reste autour de la courbe T*h* = 50; la chute de la fécondité totale est rapide surtout dans le voisinage de la limite de reproduction indéfinie (ligne de tirets). Dans les hautes températures combinées aux fortes humidités, il n'y a pas de faux optimum bien déterminé, mais seulement des irrégularités parallèles et bien marquées.

8. *Fécondité journalière.*

Le graphique 22 ressemble beaucoup au précédent, mais il y a un faux optimum très individualisé et la chute la plus forte se situe tout près de l'optimum.

9. *Longévité.*

Il a été particulièrement difficile d'observer la longévité sur un grand nombre d'individus. Néanmoins, le graphique 23 est assez détaillé pour ressembler à celui de la durée de la ponte (§ 5), le maximum se situant aussi vers 10° suivant la courbe T*h* = 20, au voisinage de la limite de multiplication indéfinie. En divisant le nombre de jours de vie par le nombre de jours du cycle, on obtient le graphique 24, d'allure classique, dans lequel un faux optimum s'observe dans les combinaisons habituelles de température et d'humidité (cas de néoténie amenant le quotient 3,9).

Légende des planches I et II.

PLANCHE I

Fig. 21 : Fécondité totale (nombre de descendants par femelle). Mêmes coordonnées et mêmes limites que dans la figure 18. Optimum supérieur à quarante jours autour de T*h* = 50.

Fig. 22 : Fécondité journalière (nombre de descendants par jour par femelle). Mêmes coordonnées et mêmes limites que dans la figure 18. Optimum supérieur à six jours autour de T*h* = 50.

PLANCHE II

Fig. 23 : Longévité en jours. Le maximum, probablement supérieur à cinquante jours, est situé dans les basses températures.

Fig. 24 : Rapport du nombre de jours de vie au nombre de jours du cycle (nombres multipliés par 10). En ordonnées, à gauche, les températures de 20 à 45° C; en abscisses les humidités relatives % de 0 à 100; en ordonnées, à droite, les degrés hygrothermiques.

CHAPITRE VIII

ACTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE L'HYGROMÉTRIE COMBINÉES AUX INFLUENCES ADAPTATIVES ET RACIALES

Influences adaptatives.

L'obtention de plusieurs générations dans les essais a permis de se rendre compte des possibilités d'adaptation des *Aphis* aux conditions qui leur ont été imposées.

1. *Développement et cycle.*

Le graphique 25 montre que de la souche à la génération obtenue dans des conditions artificielles de température et d'hygrométrie, le nombre de jours du développement larvaire et celui du cycle reproductif

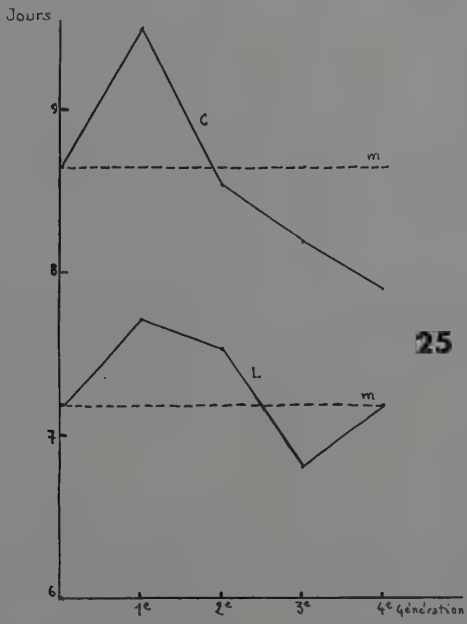


Fig. 25 : Modifications de la valeur des caractères biologiques au cours de l'adaptation expérimentale. C : durée du cycle reproductif en jours; L : durée du développement larvaire en jours; *m* : valeur moyenne de chacun de ces caractères hors expérimentation.

subissent des variations notables : il augmente d'abord, ce qui correspond à un phénomène de retard, puis il diminue, ce qui correspond à une accélération du développement et du cycle; enfin, le développement larvaire reprend sa valeur normale à la quatrième génération; le cycle est beaucoup plus perturbé, c'est-à-dire que la maturation reste très accélérée pendant beaucoup plus de temps : d'où l'apparition de la néoténie. Le retour à la situation normale dans nos élevages à l'extérieur a exigé de 6 à 7 générations. Un phénomène du même ordre a été signalé par Bonnemaison (1951).

2. *Nombre de jours de ponte.*

Le nombre de jours de ponte des individus mis dans des conditions artificielles est d'autant plus diminué que les conditions sont plus dures. Dans les essais n'ayant donné qu'une génération de descendants, le nombre de jours de ponte est passé de 7,35 à 2,79. Dans les autres essais, il a diminué de moins de la moitié à la première génération, mais a continué à diminuer ensuite, se stabilisant à la troisième génération vers 1/3 de sa valeur d'origine.

3. *Fécondité totale.*

Les phénomènes sont parallèles aux précédents (§ 2). Pour les essais n'ayant donné qu'une génération de descendants la valeur est tombée de 11,26 à 3,12. Pour les autres, la fécondité totale oscille entre la moitié et le 1/3 pour la première génération, mais se stabilise plus ou moins nettement ensuite vers 2/5 de la valeur d'origine.

4. *Fécondité journalière.*

Ce caractère paraît moins affecté par l'adaptation. Pour les essais n'ayant produit qu'une génération de descendants, elle passe de 1,59 à 1,39. Pour les autres, elle diminue de moins de 1/2 à la première génération et ne varie plus sensiblement. La chute est, dans l'ensemble, d'autant moins forte que la ponte, dans des conditions subléthales, est nettement accélérée.

5. *Longévité.*

La longévité est le caractère le moins affecté de tous. Après une diminution moyenne de 1/5 à la première génération, elle se relève à la troisième génération jusqu'à des valeurs à peu près normales.

Influences raciales.

Pour pouvoir évaluer les influences raciales, il faudrait pouvoir disposer même dans les conditions les plus extrêmes, d'élevages prolongés, ce qui est impossible. Néanmoins, deux caractères peuvent

donner lieu à certaines observations valables dans un court laps de temps, ce sont la longueur du cycle et la longévité.

6. *Cycle.*

Nous avons établi des graphiques de variation du cycle (cf. Ch. VII, § 5) en fonction des souches AD, B1, R-150 et 155 groupées (*fig.* 26, 27, 28). Nous donnons ci-contre les parties relatives aux températures supérieures ou égales à 25°, les plus instructives.

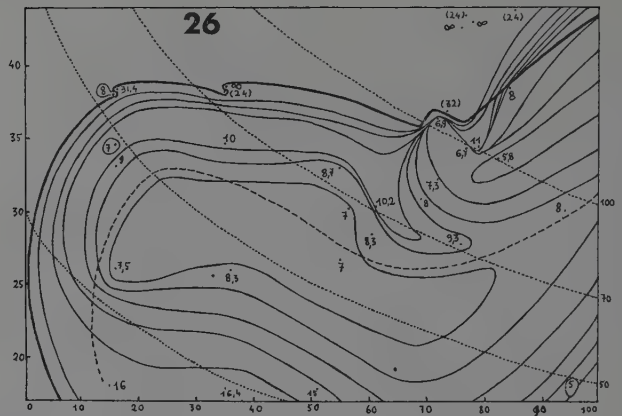
Par rapport au graphique typique, il y a deux différences importantes : les différences de valeur pour l'optimum (7 jours sauf pour R qui accuse 8 jours) et les déplacements et les différences de dimension et de valeur du faux optimum dans les trois souches.

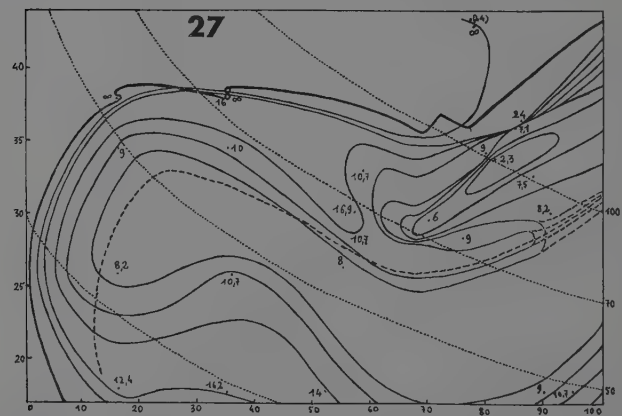
Les vicissitudes que subit le faux optimum ne sont pas quelconques. La souche la plus primitive semble être B1, provenant de Casamance. L'optimum et le faux optimum ne sont pas fortement séparés vers 80 % d'humidité : le cycle ne dépasse pas 8 jours. il tombe à 5 jours, moyenne qui ne recouvre que certains cas de néotonie. Dans la zone de 70 % d'humidité, entre 25 et 30°, le cycle ne monte qu'à dix jours environ. Dans la souche R qui provient aussi de Casamance, l'optimum, bien que de huit jours, contraste déjà fortement avec le faux optimum, dont la valeur s'abaisse à deux-trois jours autour de la courbe $Th = 100$, exprimant la très grande fréquence des cas de néoténie. Par ailleurs, la durée du cycle s'élève à 16,9 jours dans une zone où chez la souche B1 il ne dépasse pas onze jours. Cette zone où la valeur du cycle est particulièrement élevée, à température égale, se prolonge probablement assez loin en direction des fortes humidités.

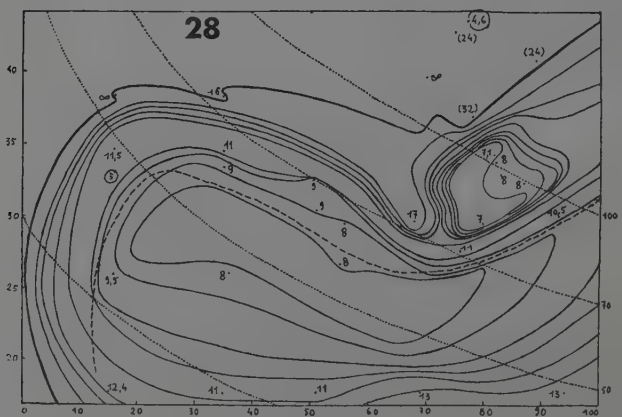
Dans la souche AD, provenant de Basse Côte-d'Ivoire, le phénomène a dépassé son paroxysme. L'optimum et le faux optimum sont de sept jours, mais de nombreux points expérimentaux accusent un cycle de 10 à 11 séparant les deux régions, et un cycle de dix-sept jours a été noté à peu près au même endroit que dans la souche R. La disposition des points expérimentaux dans la région du faux optimum montre que celui-ci s'est considérablement rapproché de l'axe 70 % d'humidité, par rapport à ce qu'il était dans la souche B1 et qu'il tend à se limiter étroitement en-dessous de la courbe $Th = 100$.

Légende de la planche.

Fig. 26, 27 et 28 : Durée du cycle reproductif en jours chez les souches B1, R et AD. Mêmes coordonnées et limites que dans la figure 18. Dans la souche B1 optimum de moins de huit jours autour de $Th = 50$; dans la souche R optimum de moins de neuf jours autour de $Th = 50$; dans la souche AD optimum de moins de huit jours autour de $Th = 50$.


26

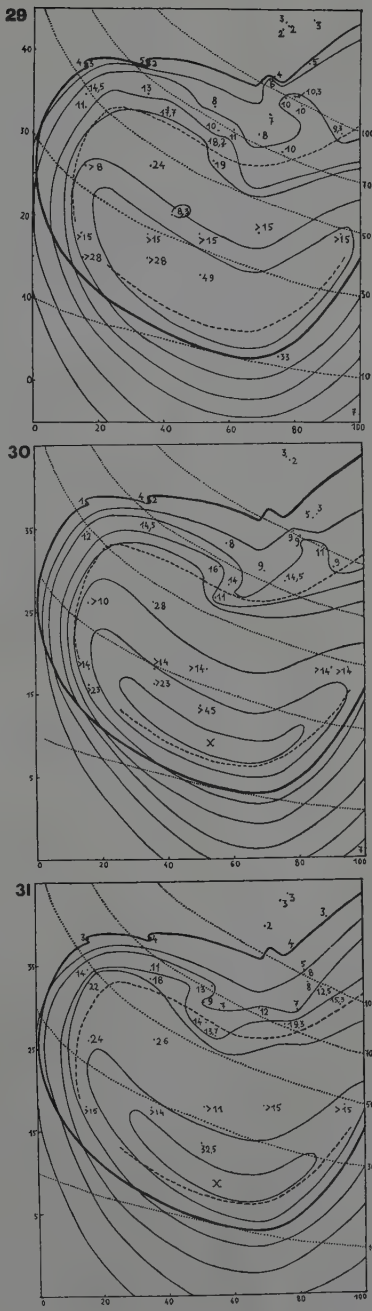

27


28

7. *Longévité.*

Les graphiques de longévité (*fig.* 29, 30, 31) non transformés (cf., ch. VII, § 8) montrent des différences notables dans le maximum, voisin de cinquante jours chez B1 et R, mais seulement de 32,5 chez AD. Il n'y a pas de faux optimum séparé, mais seulement une zone étroite (vers T*h* = 100) où la valeur de ce caractère dépasse dix jours, chez B1 et R ; chez B1 la longévité est plus grande au-dessus de T*h* = 100, ce qui supprime l'anomalie précédente. C'est une adaptation aux hautes températures combinées aux fortes humidités, conditions apparemment fréquentes en Côte-d'Ivoire, mais non en Casamance.

Si nous avions pu établir des graphiques plus complets pour les autres caractères, souche par souche, nous aurions pu faire ressortir cette adaptation particulière, devenue probablement raciale, de l'*A. leguminosae* de Côte-d'Ivoire.



Légende de la planche.

Fig. 29, 30 et 31 : Longévité en jours chez les souches B1, R et AD. Mêmes coordonnées et limites que dans la figure 18. Maximum probablement supérieur à cinquante jours chez B1 et peut-être R, nettement inférieur chez AD, toujours dans les basses températures.

CHAPITRE IX

ÉVOLUTION DE LA POPULATION SOUS L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE, DE L'HUMIDITÉ ET DES FACTEURS ADAPTATIFS ET RACIAUX

Dans chaque essai expérimental, nous avons étudié la courbe de la population. Nous en choisirons quelques types; à un moment donné, la population passe par un maximum qui peut se situer plus ou moins tôt sur la courbe. Nous en avons étudié la valeur et la position, ce qui nous a donné ensuite la possibilité de calculer la raison géométrique de croissance de la population essentiellement en fonction de la température et de l'humidité.

1. *Courbes de croissances typiques de populations.*

Sur une centaine d'essais dans des combinaisons différentes de conditions, retenons 8 types principaux de courbes de populations (*fig.* **32**, **33**, **34** et **35**).

— 1. Chute brutale et immédiate de la population (en deux jours par exemple, comme dans l'essai VII-11).

Légende de la planche.

Fig. 32 : Types de courbes de populations en fonction du nombre de jours de durée des essais (en abscisses). En ordonnées le rapport de la valeur de la population prise aux différents âges, à sa valeur initiale prise comme unité.

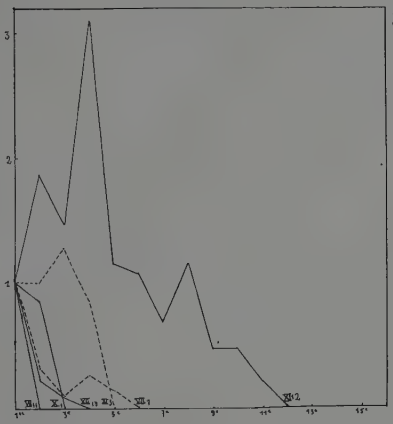
Les populations VII_{11}, X_1, XII_{13}, VII_1 décroissent plus ou moins brutalement. XI_3 croît d'abord un peu, puis diminue définitivement. XI_{12} montre deux maximum dûs le premier à la ponte normale et le second à la ponte subléthale.

Fig. 33 : Types de courbes de population. Mêmes coordonnées que dans la figure 32. Dans VII_{14} la ponte normale et la ponte subléthale sont importantes et bien distinctes. Dans F_{10}, F_{15} et F_{19} la population peut décroître un peu initialement mais remonte de façon régulière.

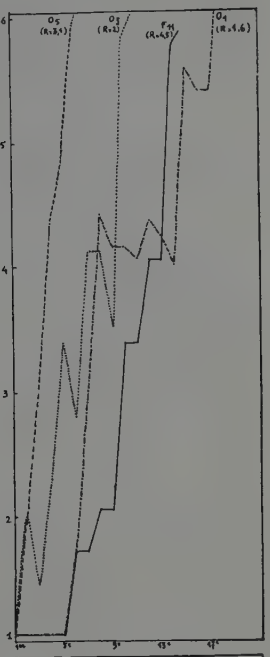
Fig. 34 : Types de courbes de populations. Mêmes coordonnées que dans la figure 32. Les populations de F_{11} et O_5 croissent régulièrement; 0_3 et 0_1 croissent et décroissent alternativement mais la résultante est fortement positive, bien que 0_1 présente un fort palier.

Fig. 35 : Types de courbes de populations. Suite du développement de 0_1, 0_3 et 0_5 à une échelle différente. On remarque des différences importantes dans la marche de la croissance de la population, pouvant comporter des paliers et des régressions particulièrement nettes lors des changements de générations (0_5).

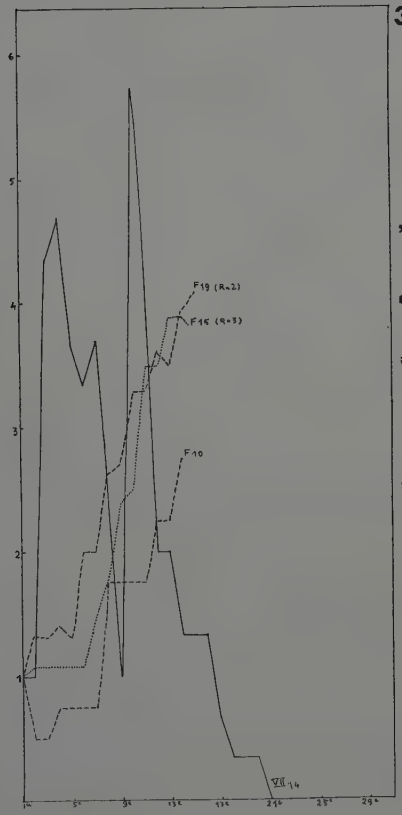
32



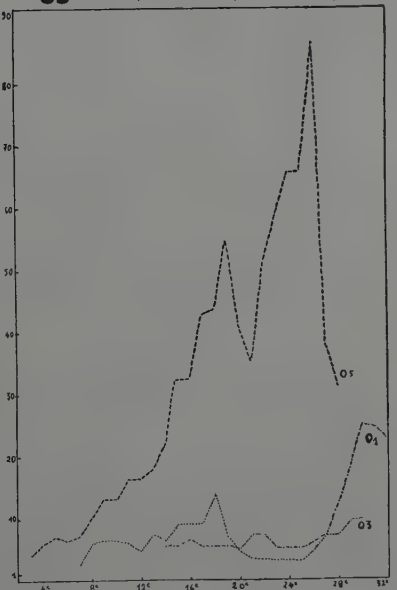
34



33



35



— 2. Un léger retard de la chute se manifeste au début ou à la fin de l'essai (3 ou 4 jours de durée, X - 1, XII - 13).

— 3. Un relèvement tardif de la population se produit par suite de la ponte subléthale (durée de l'essai : 6 jours, VII - 1).

— 4. La population, après avoir stagné, augmente (ponte normale confondue avec la ponte subléthale), puis tombe brutalement (durée de l'essai : 5 jours, XI - 3).

— 5. Chez quelques essais ayant duré par exemple douze jours, on distingue très bien une très forte élévation de la population (raison de progression 9), suivie d'une chute en dessous de la population originelle, puis un deuxième redressement de la population dû à la ponte subléthale (XI - 12).

— 6. La première augmentation de population est encore plus forte (raison : 17); après rechute au niveau d'origine, une deuxième ponte, subléthale et plus forte encore, précède une rechute définitive, mais assez ménagée (durée de l'essai : 21 jours, VII - 14).

— 7. Surtout aux basses et moyennes températures, nous avons obtenu un processus ralenti, comportant un démarrage lent ou même d'abord un phénomène de réduction de la population, suivi d'une ascension presque constante, mais moins rapide (raison : 2 à 3, F-10, F-15, F-19).

— 8. Dans les cas tout à fait normaux la population croît de façon plus rapide mais moins régulière; les chutes de population, souvent fortes, marquent le plus souvent le passage d'une génération à l'autre (*fig.* 34 et 35).

2. *Taux d'élévation maximum de la population.*

Le rapport entre le maximum de population obtenu et la population d'origine en fonction de la température et de l'humidité a été reporté sur le graphique 36 qui présente l'allure habituelle. L'optimum est situé autour de la courbe T*h* = 50. Autour de cet optimum, la chute est très rapide; il n'y a pas de faux optimum net, mais seulement une irrégularité au-dessus de T*h* = 100. La population ne fait que décroître bien avant la limite de reproduction possible.

3. *Position du maximum d'accroissement.*

Sur le graphique 37, nous portons la position du maximum d'accroissement en fonction de la durée de l'essai. Si le maximum coïncide avec le dernier jour de l'essai, le point figuratif est sur une droite passant par l'origine. Au fur et à mesure que l'essai vieillit la population s'accroît. Si, au contraire, la population passe plus ou moins tôt par un maximum, le point figuratif est sur une droite qui fait angle plus ou moins accentué avec la précédente. Si la population décroît seule-

ment, le point figuratif est sur l'axe des ordonnées. On voit que le maximum est rarement au milieu de l'essai ; il y a deux types principaux d'évolution : dans l'un la population décroît ou subit un accroissement

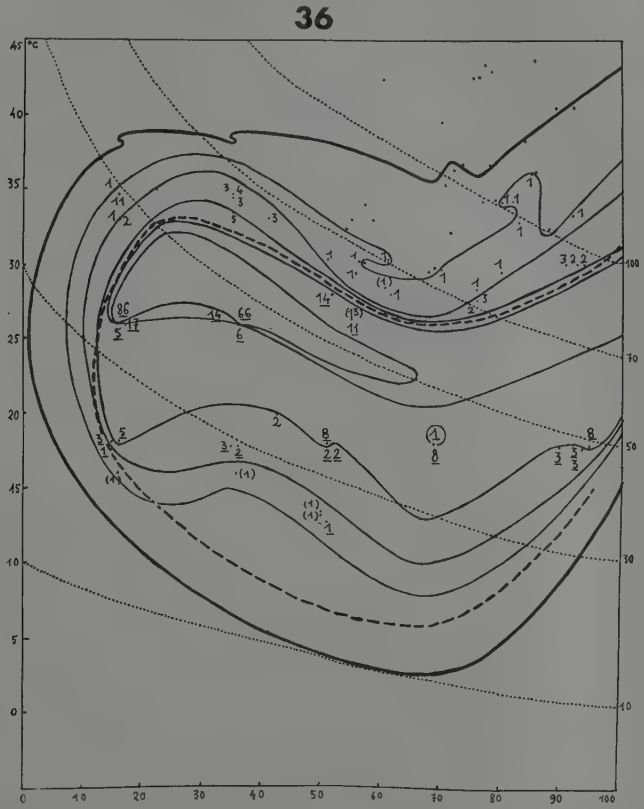


FIG. 36 : Taux d'élévation maximum de la population. Coordonnées et limites comme dans la figure 18. Optimum supérieur à 60 autour de $Th = 50$.

plus ou moins brutal suivi d'une chute définitive ; dans l'autre, la population croît de façon plus ou moins régulière et indéfinie.

4. *Raison géométrique de croissance de la population.* La raison géométrique de croissance de la population par génération équivaut au taux de progression — ou de régression — « rectifié » de LANDRY, ou taux « véritable », ou taux « intrinsèque » de DUBLIN et LOTKA.

Pour obtenir ce taux nous avons construit une abaque dans laquelle l'axe des ordonnées correspond au taux maximum de crois-

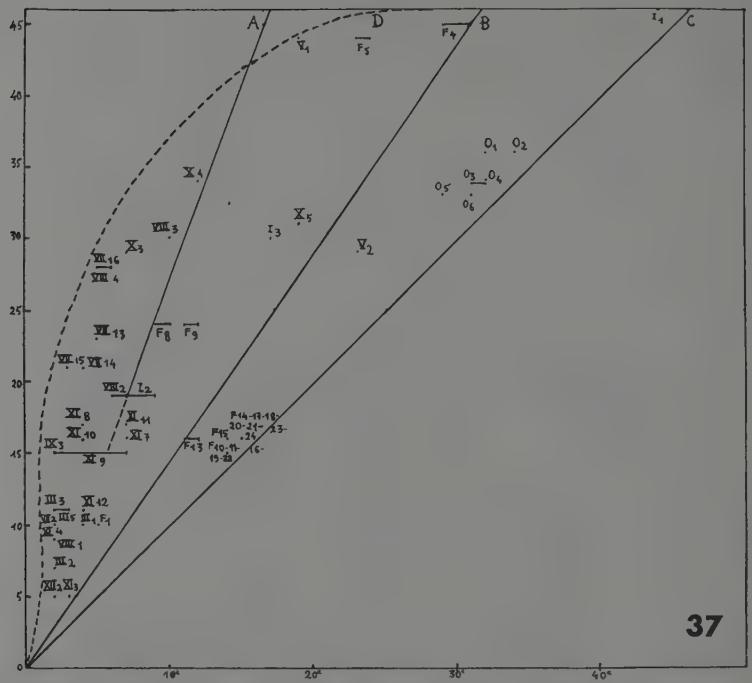


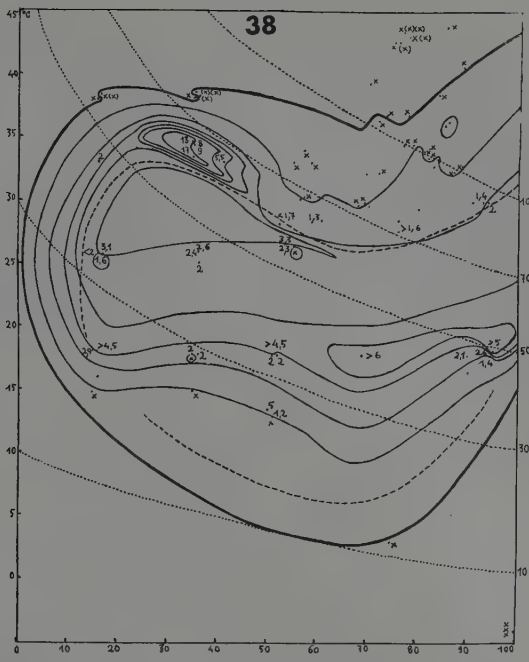
FIG. 37 : Position du maximum d'accroissement de la population. En ordonnées la valeur du maximum par rapport à la population originelle; en abscisses l'âge des populations en jours. La bissectrice C de l'angle à l'origine représente les positions où le maximum correspond au dernier jour de l'essai, et où la population ne cesse de s'accroître régulièrement. L'axe des ordonnées correspondrait aux positions où la population ne croîtrait pas. Il y a trois zones, l'une proche de la bissectrice, une autre des ordonnées, la dernière au milieu (entre A et B). Les essais de la seconde catégorie ne débordent pas une ligne (D) tracée en tirets.

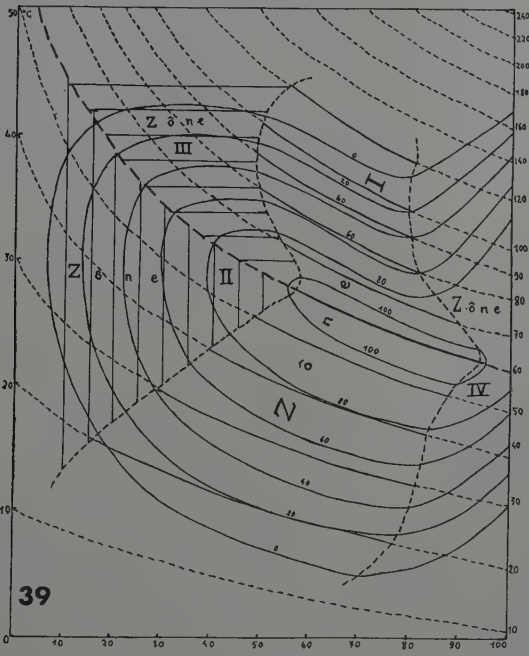
Légende de la planche.

FIG. 38 : Raison géométrique de croissance de la population. Coordonnées et limites comme dans la figure 18. Optimum supérieur à 3 autour de $Th = 50$; faux optimum atteignant 17 entre $Th = 60$ et $Th = 70$ dans les faibles humidités et les hautes températures, se prolongeant en ceinture dans les très faibles humidités et autour de 20° à toutes les humidités (taux atteignant plus de 6).

FIG. 39 : Schéma général de la variation des caractères biologiques en fonction de la température et de l'humidité. Coordonnées comme dans la figure 18.

Zone I : les caractères varient à 10 % près en fonction du degré hygrothermique Th; zone II : les variations sont grossièrement parallèles à l'humidité relative; zone III : les variations sont grossièrement parallèles aux températures; zone IV : les variations sont inversement proportionnelles au degré hygrothermique.


38


Zône
III
Zône
II
Zône
I
Zône
IV
N
39

sance et l'axe des abscisses au nombre de générations. Nous avons ensuite reporté ces taux en fonction de la température et de l'humidité, sur le graphique 38 qui présente encore l'allure habituelle. Ce graphique montre que l'optimum, dans les conditions expérimentales (pas de lumière, élevage sur une feuille d'arachide fraîche, dans un tube de verre, 1 à 10 individus environ groupés) ne dépasse guère 3, autour de la courbe T*h* = 50. Entre 20 et 26°, le taux est presque uniquement de 2, sauf dans les fortes hygrométries, où, chose curieuse, il s'élève.

Autour de cette zone où le taux est de 2, se situent, en effet, plusieurs régions où le taux s'élève de nouveau, conséquence des phénomènes subléthaux, mais non essentiellement de la néoténie. Une première région anormale se situe entre T*h* = 60 et T*h* = 70, entre 20 et 50 % d'humidité. Le taux s'élève très vite jusqu'à 17. Cette région est incluse, semble-t-il, dans une ceinture, qui, étroite vers 10 % d'humidité entre 27 et 35°, s'élargit autour de 20° à toutes les hygrométries, et enveloppe au-dessus de 60 % d'humidité une autre région anormale où le taux s'élève à plus de 6.

Wadley croit avoir observé pour le *Toxoptera graminum* un taux de progression maximum de 13 qui rappelle le maximum de 17, observé par nous.

Le faux optimum est peu individualisé. Il n'y a guère qu'un sursis au passage du taux en dessus de 1 sur la courbe T*h* = 100.

L'existence de cette ceinture de phénomènes autour de l'optimum semble indiquer une crise d'adaptation de l'espèce à certaines conditions de température et d'humidité. Les phénomènes de néoténie, comme les phénomènes subléthaux, en sont la traduction. A notre connaissance, la néoténie n'a été signalée qu'une seule fois chez les Aphides par Ewing (1916) sur *Rhopalosiphum prunifoliae* fitch (*Aphis avenae* fab.) et l'auteur estime que la reproduction aux stades II et III doit être attribuée à des conditions défavorables à l'insecte.

CHAPITRE X

ACTION DIRECTE ET INDIRECTE DE LA LUMIÈRE SUR LES CARACTÈRES BIOLOGIQUES

L'action directe de la lumière doit se faire sentir sur les caractères des pucerons quel que soit le mode d'élevage employé; par contre, l'action indirecte est celle qui se fera sentir par l'intermédiaire de la plante.

Action directe.

L'éclairage peut être naturel ou artificiel, et se faire au rythme nyctéméral ou avec plus ou moins de continuité.

1. *Eclairage artificiel continu.*

C'est la condition utilisée en étuves et au frigidaire, sur feuilles coupées. Sept étuves étaient équipées de lampes de 25 à 40 watts et placées à des distances variant de 15 à 30 centimètres des tubes et susceptibles d'être sous-voltées de façon à obtenir une puissance de 17,5 à 12,5 watts.

Le frigidaire était équipé de 2 lampes de 25 watts à 20 cm de distance, et d'une lampe à fluorescence de 60 cm. La lumière totale émise en vingt-quatre heures correspondait sensiblement à la lumière solaire reçue à l'extérieur au cours d'une journée moyenne.

Aucun caractère biologique n'a subi de variations sensibles par rapport aux essais à l'obscurité.

2. *Eclairage nyctéméral modifié.*

C'est la condition réalisée dans deux étuves, dont la porte en verre laissait passer environ le quart de la lumière reçue au laboratoire.

Cet éclairage très faible n'a donné aucune importante différence de valeur aux caractères biologiques.

3. *Eclairage naturel nyctéméral.*

Les élevages de souches placées sur la paillasse du laboratoire ont subi, avec les saisons, des variations d'éclairage sensibles, enregistrées à l'aide d'un solarimètre comme les températures et les humidités : il s'agit autant d'observations que d'expérimentation.

Les graphiques 40 et 41 montrent les relations entre les variations des 3 facteurs écologiques cités et la variation de la fécondité totale, de la fécondité journalière et du nombre de jours de ponte, prévue selon la température et l'humidité et observée dans les élevages à la lumière.

La *fécondité totale* devrait être minima quand la température est à son maximum et l'humidité à son minimum (15 mars). Or, en fait, le minimum n'apparaît que vers le 15 avril au moment où l'insolation est la plus forte. La différence de valeur par rapport aux prévisions est de $\frac{4,5}{13,5} = 33\%$ en moins.

En Europe et en Asie, on enregistre entre juillet et août une diminution de population de différentes espèces d'Aphides : il est possible que le facteur insolation qui n'a, semble-t-il, jamais été évalué, soit aussi important que le facteur parasitisme seul invoqué jusqu'ici. En 1951, Davis et Landis ont montré qu'aux U.S.A., la fécondité du *Myzus persicae* passe de 132 au printemps, à 55 en juin et à 10 en juillet-août.

Le comportement des Aphides, qui sont héliophobes, s'explique ainsi aisément (cf. Bouffil, 1933; Gaumont, 1929).

Si le *nombre de jours de ponte* calculé présente un plateau en mars-avril, il n'en est pas de même du nombre de jours de ponte observé qui a aussi un minimum en avril et non en mars.

Enfin la *fécondité journalière* calculée présente un minimum en juin, tandis que la fécondité journalière observée décroît très rapidement jusqu'en avril et non en mars, pour remonter ensuite assez vite.

Action indirecte de la lumière.

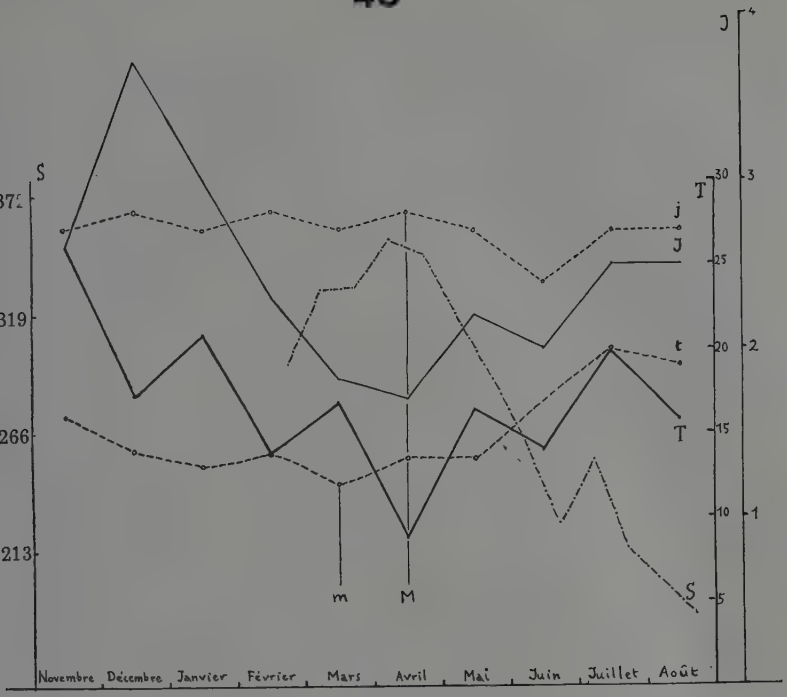
Pour pouvoir étudier l'action indirecte de la lumière par l'intermédiaire de la plante, n'importe quelle méthode d'élevage convient-elle ou doit-on s'adresser à un support végétal qui réponde pleinement à ce point de vue au concept de « plante »? Pour éclaircir ce point, nous avons fait des expériences avec différentes méthodes d'élevage, sur feuilles coupées, sur plantes entières en lumière permanente ou à l'éclairage nyctéméral.

Légende de la planche.

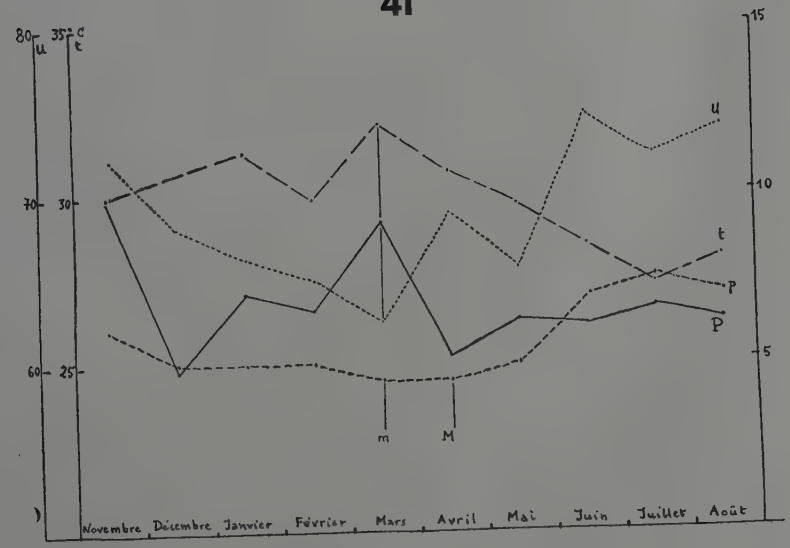
Fig. 40 : Relations entre les variations des fécondités totale (T) et journalière (J) et les facteurs externes température, humidité et insolation. En ordonnées, à gauche, l'insolation (radiation globale) en calories grammc/min. cm_2; à droite, fécondités totale (de 0 à 30 descendants) et journalière (de 0 à 4 descendants). Fécondités observées : T, totale et J, journalière; fécondités calculées en fonction de la température et de l'humidité seules; *t*, totale et *j*, journalière; *m*, maximum calculé; M, maximum solarimétrique et maximum ou minimum observés.

Fig. 41 : Relations entre les variations du nombre de jours de ponte (P) et les facteurs externes. En ordonnées, à gauche, humidité relative (U) en $^0/_0$ et température en degrés C; à droite, nombre de jours de ponte de 0 à 15; *m* et M, comme dans la figure 40.

40


S
372
319
266
213
J
4
T
30
25
20
15
10
5
3
2
1
j
J
t
T
S
m
M
Novembre
Décembre
Janvier
Février
Mars
Avril
Mai
Juin
Juillet
Août

41


80
u
35°
C
t
70
30
60
25
15
10
5
u
t
p
P
m
M
Novembre
Décembre
Janvier
Février
Mars
Avril
Mai
Juin
Juillet
Août

4. *Elevage sur feuilles coupées.*

Nous rappelons qu'en étuve et au frigidaire aucune action nette de la lumière ni directe, ni indirecte, n'a été enregistrée. Par contre les élevages des quatre souches avaient donné des résultats, et la corrélation entre les variations d'insolation et les variations des caractères biologiques était négative. Ces résultats ne pouvaient donc être attribués à l'action de la plante, qui ne peut résulter que de la photosynthèse et ne peut entraîner qu'une meilleure nutrition de l'adulte, et par conséquent une augmentation de la valeur des caractères biologiques (cf. Cazalis, 1870; Davidson, 1924; Garnier et Allard, 1920, etc.).

Or, si à la mi-avril l'insolation est néfaste pour la fécondité totale, le graphique montre qu'ensuite la fécondité totale observée devient beaucoup plus souvent supérieure qu'inférieure à la fécondité totale calculée; si l'on fait la moyenne des observations, on la trouve égale à 16,96, au lieu de 14,95, soit augmentée de 13 %.

Cette augmentation montre que les feuilles coupées des élevages de souches ont eu, pendant les douze heures où elles recevaient la lumière extérieure, malgré le trouble profond qu'apporte la section de leur pétiole, la possibilité de poursuivre la photosynthèse et d'assurer aux Aphides une nourriture meilleure que les feuilles placées en étuve ou au frigidaire, à l'obscurité ou à un faible éclairement. Bonnemaison a constaté les mêmes faits, et malgré cela, dit « que les feuilles (de chou pour l'élevage du *Brevicoryne brassicae*) étant changées tous les trois jours, il semble difficile d'attribuer ces résultats à une diminution de l'activité photosynthétique; il est vraisemblable qu'elles sont dues à une action directe de la lumière sur les Aphides ». Si une feuille d'Arachide fragile et mince présente en un jour autant de différence quant aux réserves qu'elle contient, à plus forte raison une feuille de chou, grande et épaisse, capable de donner des radicelles dans l'eau, en manifestera-t-elle aussi en trois jours. Il serait plus étonnant que l'action directe de la lumière soit négative sur une espèce et positive sur l'autre, bien que le comportement soit assez semblable.

Pour le *nombre de jours de ponte*, la moyenne observée est de 6,74 au lieu de 5,67 soit de 19 % supérieure à la moyenne calculée.

Pour la *fécondité journalière* au contraire, les valeurs moyennes observées sont de 2,43 au lieu de 2,70 ce qui résulte de la prolongation de la ponte et correspond à une meilleure santé.

5. *Elevages sur plantes en pots en lumière permanente.*

Nous avons procédé à des élevages sur plantes en pot au frigidaire. Nous pensons que l'absence de différence entre les données observées et les données calculées proviennent de la qualité de l'éclairage artificiel qui, malgré la lampe à fluorescence, contient encore trop de radiations rouges.

6. *Elevages sur plantes en pots à l'éclairage naturel.*

Des pots d'Arachides ont été placés les uns sur le balcon, d'autres sur l'appui de la baie du laboratoire, les dernières à l'intérieur du laboratoire. Quinze cagettes cylindriques de rhodoïd (hauteur 15 mm, diamètre 20 mm), ont été placées sur les feuilles. Dans chaque cage a été déposée une femelle et on n'a rien touché pendant dix-sept jours (soit 2 générations) pour ne rien troubler. Au-delà de ce délai la compétition risquait d'être trop forte et l'expérience ne pouvait être prolongée.

Nous avons vu, chapitre VI, que pour des femelles eugoniques ayant une fécondité totale de 14, la population croît suivant une raison géométrique de 5 par génération, le coefficient de mortalité étant de 0,6; en 2 générations, la souche primitive est pratiquement disparue; la population résultante doit être égale à environ $14^2 \times (0,4)^2$, soit environ 31 individus. Nous avons ainsi le moyen de calculer, à partir de la population obtenue, la fécondité totale moyenne dans chaque cage.

Dans les 15 essais, les taux de progression varient de 1,7 à 12 (moyenne 6,5) et la fécondité totale de 4 à 30 (moyenne 16). Les élevages sur feuilles coupées ont donné une fécondité totale moyenne de 14. L'augmentation est donc encore de 14 %. Cette différence s'explique par le fait que les plantes entières ont une photosynthèse plus normale et plus intense. Encore avons-nous, ici, les résultats globaux de toutes les plantes soumises aux divers éclairages naturels. Pour les plantes situées sur le balcon, la moyenne a été de 10,35 pour le taux de progression, et de 25,75 pour la fécondité totale, soit une augmentation de 84 %.

Par rapport aux élevages à l'obscurité, l'augmentation de fécondité totale due à la photosynthèse d'une plante entière est donc 27 % au labo et de 97 % à l'extérieur. Cela explique les données très diverses fournies par les élevages des différents auteurs, en particulier de Van der Merve (cf. I, § 3 et 4), données généralement trop élevées du fait que la compétition intervient rapidement dans la nature et qu'il n'en est tenu aucun compte dans les élevages. Notre méthode d'élevage reflète beaucoup plus exactement pour les données numériques globales l'évolution de la population aphidienne dans la nature.

CHAPITRE XI

ACTION INDIRECTE DE LA LUMIÈRE SUR LE POLYMORPHISME CYCLIQUE APPARITION DES AILÉS

De nombreux auteurs estiment que l'apparition des ailés dépend de l'action de la lumière. Cette action est-elle directe ou indirecte? Le choix d'une méthode d'élevage doit permettre de répondre à cette question. Nous avons étudié l'apparition des ailés dans les élevages sur feuilles coupées et sur rameaux et dans les élevages sur plantes entières, subissant un éclairement artificiel continu ou naturel.

1. *Elevages sur feuilles coupées ou sur rameaux.*

Sur 50.000 individus, nous avons obtenu 12 ailés. Sur rameaux, nous n'avons pas eu d'assez nombreux individus pour obtenir d'ailés. Des essais sur plantes entières ont été faits à côté de ces deux premières catégories, afin de servir de témoins.

Les phénomènes qui habituellement provoquent l'apparition d'ailés, comme la surpopulation, ont été sans action dans les élevages sur feuilles coupées et sur rameaux, bien que nous ayons eu jusqu'à plus de 100 pucerons sur une feuille.

2. *Elevages sur plantes en pot à la lumière permanente.*

Nous avons placé trois lots d'*A. leguminosae* sur un plant d'arachide au frigidaire (température moyenne 14°).

Dans le premier lot (3 femelles introduites) nous avons eu 10 ailés sur 33 individus à la première génération, aucun à la deuxième.

Dans le deuxième lot (6 femelles) sont apparus 2 ailés sur 80 individus à la deuxième génération.

Dans le troisième lot (2 femelles) sont apparus 2 ailés sur 23 individus à la première génération et 4 à la deuxième génération.

Il y a donc eu jusqu'à 30 % d'ailés sur cette plante, alors que les tubes placés à côté d'elle ne contenaient aucun ailé. On doit remarquer qu'en deuxième génération la plante, affaiblie, ne porte que peu d'ailés.

3. *Elevages sur plusieurs plantes en pots à la lumière naturelle.*

Les plantes âgées de quarante jours placées sur le balcon, ou sur l'appui de fenêtre et dans le laboratoire ont donné des résultats différents.

Sur la mieux éclairée (balcon), 71 % d'ailés sont apparus: la plante placée sur l'appui en a fourni 5,4 et 15 % dans trois cagettes, soit une

moyenne de 7,7 %; la plante placée dans le laboratoire en a fourni 2,3 et 1 % dans trois cagettes, soit en moyenne 2 %. En prolongeant le séjour de cette plante à l'intérieur du laboratoire (2e génération) on n'en a plus obtenu, malgré la surpopulation. Notons que le cas de la plante au frigidaire s'intercale entre les deux premiers (de 2,5 à 30 %).

4. *Obscuration ménagée sur une plante en pot à la lumière naturelle.*

Reprenant les plantes exposées à la lumière intense sur le balcon, nous les avons placées sur l'appui de la fenêtre, puis dans le laboratoire, le pourcentage d'ailés est tombé progressivement à zéro.

Nous avons alors placé sur une plante, sur l'appui de la fenêtre, une colonie d'*A. leguminosae* libre et d'autres dans des cagettes. Certaines cagettes ont été placées au moment où les aphides ont été installées, d'autres ont été mises huit et quinze jours auparavant. Au bout de quinze jours, les colonies libres avaient produit 10 à 15 % d'ailés, les cagettes placées en même temps que les Aphides 7,7 % (cf. § 3), les cagettes mises à l'avance n'en contenaient aucun.

Or, si à ce moment on regardait par transparence les feuilles recouvertes par les cagettes placées à l'avance, les folioles étaient translucides et il n'y restait pas d'amidon.

Les parties de la plante, subissant des entraves à la photosynthèse, ne produisent pas d'ailés. Pour obtenir des ailés, dans le cas d'*A. leguminosae* il faut donc :

a) Utiliser une plante entière;

b) Ne pas gêner la photosynthèse sur la portion occupée par la colonie.

Evans (1938) a fait une expérience semblable sur *Brevicoryne brassicae :* de 3 lots de choux placés sous cellophane, le premier servait de témoin, le deuxième était recouvert d'une épaisseur de mousseline noire, le troisième de deux épaisseurs. Le pourcentage d'ailés diminuait avec l'obscurité croissante, le phénomène était cependant moins accentué qu'avec l'*A. leguminosae* dont la plante hôte est moins robuste.

CHAPITRE XII

MODALITÉ D'ACTION DE LA PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE SUR L'APPARITION DES AILÉS

Sachant que la nécessité d'une photosynthèse normale est la condition *sine qua non* de l'apparition des ailés chez l'*A. leguminosae*, cherchons quels mécanismes qualitatifs et quantitatifs reliés à la photosynthèse (mais ne dépendant pas directement de l'éclairement) conditionnent cette apparition.

La photosynthèse étant à l'origine de la formation de protides, lipides et glucides, cherchons d'abord de quelles catégories de ces substances dépend cette apparition. Ensuite il sera possible de connaître les modalités des variations de teneur de ces substances et les causes externes ou internes qui les engendrent. Nous complèterons, au besoin, les données fournies par l'*A. leguminosae* à l'aide des données prises dans la littérature.

1. *Action de substances chimiques sur l'apparition des ailés. — Rôle des oligo-éléments.*

On a remarqué que le trempage ou l'arrosage de plantes, par des solutions de certaines substances chimiques, principalement le sulfate de magnésium, provoque l'apparition d'ailés.

Trois séries d'expériences ont été faites, sur feuilles coupées, sur rameaux et sur plantes entières.

— *Expériences sur feuilles coupées.* — Nous n'avons obtenu aucun ailé; Bonnemaison sur *Brevicoryne brassicae* L. a obtenu sur des feuilles de chou trempant dans des solutions de saccharose à 15 % et de sulfate de magnésium à 0,025 M et à 0,01 M seulement 0,3 et 1 % d'ailés.

— *Expériences sur rameaux.* — Nous n'avons obtenu aucun ailé. Bonnemaison sur *Macrosiphum rosae* L. a obtenu sur des rameaux de Rosier plongeant dans le sulfate de magnésium à 0,025 M seulement un retard dans l'apparition des ailés, par rapport aux rameaux plongeant dans l'eau.

Clarke Neiils et Shinji (1918) ont obtenu des ailés en trempant les rameaux dans des sels des métaux lourds ou alcalinoterreux, Mg, Sb, Ni, Sn, Ag, Hg, Cu, Pb, Zn, ainsi que dans l'alcool et le sucre; les sels de quelques métaux alcalinoterreux et d'alcalins tels que Ca, Na, K, l'acide acétique, le tanin, l'urée et les peptones n'ont rien donné. Shinji aurait même montré que ces dernières substances inhibent l'apparition des ailés.

— *Expériences sur plantes entières.* — Nos expériences faites sur l'appui de la fenêtre où normalement aucun pied d'Arachide ne pouvait plus produire d'ailés dans les conditions normales, ont fait appel aux substances suivantes :

SO^4Zn, dosé à 12,5 g - 6 g - 3 g - 1,5 g par litre.
SO^4Mg, dosé de même

SO^4Cu, 5 g	Cl^2Hg, dosé à 2 g
NO^3Ag, 2,5 g	Cl^2Ca, — 12,5 g
Alun de Cr, 6 g	Cl Na, — 25 g
Alcool, 25 cc	KOH, — 2,5 g
Saccharose, 150 g	Urée, — 3 g
Papaïne, 0,2 g	Acide acétique, 0,2 g

Ces doses constituaient le maximum supportable par les plants d'Arachides. Nous avons obtenu avec l'alcool le pourcentage d'ailés le plus élevé, soit 5,6 %. SO^4Mg, SO^4Cu, SO^4Zn, NO^3Ag, l'alun de Cr, le saccharose ont donné des ailés en pourcentage assez faible; les autres substances n'ont rien donné.

Miss Haviland (1921) n'a pas obtenu de résultats dans des conditions analogues. Seul Wadley (1923) a réussi à faire apparaître des ailés de *Rhopalosiphum prunifoliae* sur des plantules de blé à condition que le véhicule du SO^4Mg n/10 soit le liquide de Pfeffer et non l'eau. Ackermann a obtenu des résultats positifs jusqu'à la dilution de SO^4Mg 10^{-4}; dans nos expériences 1,5 g semble inférieur au seuil minimum.

Chkolnik dans une étude toute récente, a montré que l'action des oligo-éléments, principalement des métaux lourds dans la physiologie des plantes n'était pas seulement d'ordre chimique, mais aussi d'ordre *physique* et que cette action physique influait électivement sur la translocation des hydrocarbones. Nous estimons que ce doit être là non seulement l'explication de ces expériences curieuses, mais aussi une preuve que le pourcentage d'ailés dépend presque exclusivement de l'intensité de la translocation des hydrocarbones.

2. *Mécanismes physiologiques quantitatifs. — Seuil de sensibilité.*

Rivnay a fait une expérience cruciale sur *Toxoptera aurantii*. Sur des rameaux de *Citrus* plongeant en permanence ou tous les deux jours seulement dans l'eau, les seconds seulement portent des ailés, et en grand nombre, ce qui montre que le nombre d'ailés dépend de l'intensité de la translocation de substances nutritives : un rameau plongeant seulement un jour sur deux dans l'eau a, le jour où l'eau (véhicule de ces substances nutritives) est à sa disposition, des besoins deux fois supérieurs à ceux d'un rameau plongeant dans l'eau en permanence, et la translocation des substances nutritives est deux fois plus intense. Il faut donc penser qu'il existe à ce phénomène un seuil d'intensité qui est franchi dans certaines conditions.

Lorsque le rameau a perdu ou consommé assez rapidement une certaine quantité de substances nutritives, il se produit une stabilisation (végétation ralentie) puis une chute rapide et définitive du phénomène. Ces trois phases ont été reconnues par Evans (1941) en titrant des substances contenues dans le végétal au fur et à mesure de l'accroissement de la population aphidienne; ce sont presque uniquement les hydrocarbones qui varient en quantité.

Tous les phénomènes susceptibles d'arrêter plus ou moins complètement la translocation des hydrocarbones sont donc susceptibles d'entraver la formation des ailés. Tous ceux qui sont susceptibles de renforcer cette translocation doivent corrélativement intensifier la production d'ailés.

L'insuffisance de lumière a déjà été citée ainsi que l'altération mécanique de la physiologie de la plante par mutilation des tiges, pétioles, etc. Nous allons revenir sur ce point en faisant appel à quelques détails pris dans la littérature. Ensuite seront examinés le rôle des diverses espèces de plantes hôtes sur une même espèce d'aphides, le rôle du nyctémère, des phases de la végétation, des saisons, et des altérations pathologiques.

3. *Rôle des mutilations.*

Nous avons vu plus haut que l'*A. leguminosae* sur feuilles coupées ne produit pratiquement pas d'ailés. Au contraire, sur des feuilles de chou coupées le *Brevicoryne brassicae* produit encore quelques ailés (Bonnemaison). Ceci est dû au fait qu'une feuille de chou est épaisse, turgescente, qu'elle contient encore des réserves en quantité considérable, lui permettant d'être le siège de translocations notables et même d'être bouturable. Les élevages sur feuilles coupées ne donnent pas de pourcentages significatifs d'ailés. L'arachide, à ce point de vue, constitue un matériel où les phénomènes de mutilation ont une action beaucoup plus complète, ne permettant à aucune erreur de se glisser.

Les rameaux de plantes ligneuses comme ceux de *Citrus* employés par Rivnay sont susceptibles de maintenir leur vie physiologique propre, pendant quelques temps, et de porter des pourcentages importants d'ailés, mais les résultats sont capricieux (Rivnay, 1937).

Lorsqu'on provoque un renforcement quelconque des phénomènes de translocation si ceux-ci existent encore, il peut y avoir une apparition notable d'aphides ailés. Mais on aura beau tenter une action renforçatrice quelconque sur des feuilles d'arachide par exemple, soit par surpopulation, soit par un arrosage chimique (ch. XII, § 1), aucun résultat positif ne sera observé.

4. *Rôle des diverses plantes hôtes d'un Aphide.*

Voici le pourcentage d'ailés produit par différentes plantes hôtes du *Brevicoryne brassicae* d'après Bonnemaison :

Radis	15,4	Choux de Bruxelles	7,7
Navet	6,5	Moutarde	2,2
Cresson alénois	8,9		
Navette de printemps	4,5	Colza de printemps	2,8

Il est probable que l'intensité des phénomènes végétatifs commande ce pourcentage : le Radis et le Navet font des réserves dans la racine pivotante, le Chou de Bruxelles et le Cresson alénois font des réserves dans les feuilles : les autres ne font pas de réserves.

Schaeffer (1938) a remarqué que les pois les plus nains portent le plus grand nombre d'ailés : pour une même production et une même mise en réserve de substances dans les gousses, l'intensité des translocations est inversement proportionnelle à la taille de la plante.

5. *Rôle du nyctémère.*

La translocation des substances qui, dépolymérisées le soir, s'en vont la nuit dans la sève élaborée sous forme de métabolites (cf. Plantefol) joue un rôle notable. D'après Sachs les feuilles de Soleil perdent ainsi 12,5 % de leur poids sec. Même sur des feuilles de chou coupées on observe un pourcentage d'ailés plus grand pour douze heures d'éclairement (Bonnemaison) soit 1,2 % au lieu de 0,2 pour douze à seize heures et 0,3 pour dix heures. D'après Shull (1926-1935) le *Macrosiphum solanifolii* sur Pomme de terre en pot produit, avec deux à douze heures d'éclairement, un pourcentage d'ailés atteignant progressivement 100 %, puis le pourcentage baisse jusqu'à quatorze heures et il tombe à une valeur très faible. Le *Toxoptera graminum* présente un maximum d'ailés pour onze à douze heures d'éclairement (Wadley 1931).

On a accusé l'éclairement permanent de provoquer une apoplexie de la feuille et, par conséquent, d'arrêter la photosynthèse par suite de l'arrêt des translocations de substances nutritives. En réalité, on a rarement été placé dans un pareil cas, la lumière employée étant généralement trop faible. Ainsi en est-il de nos expériences au frigidaire (ch. XI, §§ 2, 3), où il est apparu un pourcentage important d'ailés.

Pourvu que la physiologie ne soit pas contrariée, l'éclairement permanent peut donner des ailés en grand nombre, ainsi White (1946) a obtenu le maximum d'ailés de *Macrosiphum sanborni* avec vingt-quatre heures d'éclairement; Bonnemaison a obtenu 4 % de résultats positifs pour l'éclairage permanent contre 1,75 % pour l'éclairage naturel.

6. *Rôles des phases de la végétation.*

L'âge de la plante influe sur la quantité d'aphides ailés qu'elle porte, c'est un phénomène des mieux mis en valeur dans la littérature.

L'époque de la maturation chez les végétaux herbacés, surtout annuels, est l'époque d'apparition du plus grand nombre d'ailés. Sur l'Arachide, n'était l'intervention de la maladie de la rosette, le phé-

nomène aurait lieu vers le 65e - 70e jour pour une variété à cycle de cent jours, ce qui est normal puisque c'est à ce moment que la plante envoie le plus de réserves dans les gousses en croissances (cf. travaux de P. Prevot). Le chou produit ainsi 50 à 80 % d'ailés même sans groupement et avec une alimentation satisfaisante fin septembre et début octobre; de même la pomme de terre en juillet (Bonnemaison). Il ne faut pas confondre la maturation avec le desséchement ou le flétrissement qui peuvent ne pas s'accompagner d'une translocation de substances et ne pas provoquer l'apparition d'ailés (White 1946). Bonnemaison mentionne que le pourcentage d'ailés n'est pas proportionnel à l'insuffisance de l'alimentation : la sous-alimentation à elle seule, n'est pas la cause de l'apparition des ailés. La misère physiologique ou l'étiolement n'entraînent pas non plus l'apparition des ailés.

Chez les végétaux ligneux les phénomènes sont plus complexes. Il y a deux périodes d'intense translocation : une automnale, les substances de réserves allant dans les grosses branches, le tronc et les racines, et une printanière, les substances faisant le chemin inverse. Il s'ensuit chez beaucoup d'arbres l'apparition au printemps, sur les portions ligneuses, d'ailés qui émigrent vers les plantes herbacées; par ailleurs, les parties herbacées et vigoureuses qui ne sont alors le siège d'aucune translocation ne portent que des aptères (Gentry, 1873). Ce phènomène a été observé sur la vigne pour le *Phylloxera* (Morgan, 1885, Keller, 1887). De plus, les rameaux malingres ne portent pas d'ailés.

7. *Rôle des saisons.*

Ce rôle ne peut être bien étudié que dans les pays tempérés ou subtropicaux où les saisons sont bien tranchées.

Bonnemaison a signalé que, suivant la valeur alimentaire de feuilles de chou prises sur des pieds de même âge, le cycle du *Brevicoryne brassicae* passe de onze jours en avril à neuf en mai. Les feuilles récoltées en hiver ne donnent jamais d'ailés, tandis que les feuilles d'apparence semblable en donnent un fort pourcentage en juin et en automne. Les phases de la végétation sont donc conditionnées, non seulement par l'âge de la plante, mais tout autant par la saison. Les expériences faites à contre-saison ne peuvent réussir.

8. *Rôle de l'altération pathologique.*

La maladie de la rosette de l'arachide accélère l'évolution de l'arachide et provoque l'apparition d'ailés répandant la maladie plus loin; il en résulte une répartition par taches de la maladie dans les cultures.

Gohier (1946) a reconnu aux virus des propriétés semblables à celles des diastases. Ces organismes précipitent donc probablement la translocation des substances hydrocarbonées. Kennedy (1951) a

montré que le *Cryptomyzus ribis* sur les pseudogalles du groseiller et l'*Aphis fabae* sur pois virosé ont des populations plus importantes que sur les plantes saines; la surpopulation est plus précoce et le pourcentage d'ailés est plus élevé.

D'après Demolon (1944) un virus ou un champignon provoquent une rupture de l'équilibre acidobasique avec diminution relative des amidons et augmentation relative des sucres réducteurs et de l'azote. Ces phénomènes ont été reconnus par Evans au cours de l'évolution des populations aphidiennes.

Nous avons obtenu 42 % d'ailés en Casamance sur une Arachide entière atteinte de « clump », déficience chlorophyllienne.

CHAPITRE XIII

ACTION SUR L'APPARITION DES AILÉS DE FACTEURS PHYSIOLOGIQUES TENANT AUX APHIDES

1. *Modalités de nutrition des Aphides.*

Le liquide que les Aphides retirent des plantes contient un peu de saccharose, de sucres invertis, des dextrines et une très faible quantité d'albuminoïdes dans un énorme excès d'eau, (Réaumur, 1735; Leche, 1765; Wheeler, 1926). Les aphides rejettent un excrément liquide (miellat), contenant très peu de saccharose, mais beaucoup de sucres invertis.

La digestion intestinale des aphides consiste donc surtout en un dédoublement de sucres en C^{12}, mais la digestion extra-orale s'exerce sur les substances plus polymérisées, dextrines et amidons.

La piqûre du végétal par un aphide comporte trois phases : pénétration du rostre, injection de salive, pompage de la solution partiellement prédigérée.

Mais le pompage ne peut être absolument complet, la digestion amorcée par l'insecte au milieu de cellules végétales ne s'arrête pas partout. Les lésions des cellules permettent aux enzymes aphidiennes de s'infiltrer et de poursuivre en particulier le dédoublement des amidons. La circulation générale des substances nutritives et de l'eau étend encore ce phénomène. La diffusion est très rapide. Même le virus de la « rosette » est transmis, par l'intermédiaire de la plante, de la mère aux descendants d'*A. leguminosae* pendant le premier jour de vie de ceux-ci. Des techniques de marquage ont permis de suivre les phénomènes de cet ordre (Hamilton, 1935; Carter, 1945) chez les Aphides et les Cochenilles.

Il est probable également que la digestion extra-orale ne se borne pas à produire des sucres en C^{12}, mais qu'elle dédouble encore ces sucres en hexoses; les substances ingérées alors par les aphides se rapprochent de plus en plus du miellat par leur composition, les aphides sont menacés d'inanition : l'inanition a été souvent invoquée comme cause de l'apparition des ailés. Les conséquences de ces phénomènes sont nombreuses.

Tout d'abord, il y a dans la plante un déséquilibre entre les quantités relatives d'amidon, de dextrines, de sucres divers; la translocation des hydrocarbones, si importante dans l'apparition des ailés, peut être accélérée par suite des enzymes aphidiennes et non plus végétales. Ce phénomène est d'autant plus visible qu'on a affaire à des populations denses (effet de groupe) et il peut faire sentir son action avec

retardement; nous verrons que la famine agit de même; mais les ailés n'apparaissent pas aussi facilement dans toutes les espèces d'aphides, ni dans la descendance de n'importe quel puceron ayant n'importe quel parent. Nous allons examiner successivement ces six points.

2. *Effet de groupe.*

Les colonies très denses d'Aphides altèrent beaucoup la surface des feuilles : « les jeunes larves, dit Bonnemaison, ne peuvent sucer que des cellules qui ont déjà été lésées par les pièces buccales de leur mère ou de larves plus âgés. » Il en résulte d'abord que les très jeunes larves ont moins de peine à s'alimenter, n'ayant pas à traumatiser les tissus : c'est là d'abord un comportement « coopératif » des mères et des descendants (Allee, 1931; Clements et Shelford, 1939). Mais les tissus sont le siège de la digestion retardée dont il s'agit plus haut (§ 1). Le grégarisme entendu comme l'association des mères et des descendants présente donc ainsi un aspect « disopérationnel » nuisible au maintien de la communauté.

Ainsi apparaît une définititon de la surpopulation : celle-ci commence lorsque chacun des individus commence à absorber des substances déjà remaniées par les piqûres d'autres individus et insuffisamment nutritives pour que se maintiennent les femelles parthénogénétiques aptères. La « première loi » de Cantillon (loi des subsistances) relative à la démographie humaine est la même : « le nombre des habitants dépend des moyens de subsister. » Le régime imposé à une population vivant sous cette loi est dit « régime démographique primitif » (Landry, p. 538-541). Lorsque les subsistances manquent, l'émigration se produit, elle est un effet « de groupe ».

Nous avons signalé plus haut (ch. XI, § 1; ch. XII, § 1) que les élevages sur feuilles coupées d'Arachide ne sont pas le siège d'un effet de groupe. Dans les expériences de Bonnemaison sur feuilles coupées de chou, l'effet de groupe est généralement très faible; accidentellement, cet auteur a obtenu jusqu'à 40 % d'ailés. Nous montrerons au paragraphe 3 que l'effet de groupe est quelquefois plus complexe.

Sur les rameaux d'arbres, les résultats sont très irréguliers (cf. ch. XI, § 3). Sur plantes entières, de nombreux auteurs ont obtenu de bons résultats (Davidson, 1914, 1921, 1922; Reinhard, 1927; Ackermann, 1926; Smith, 1937). Sur *Aphis leguminosae* Van der Merve (1930) a obtenu des ailés par la même voie. Nous en avons également obtenu à la première génération de descendants (cf. § 7).

3. *Effet de groupe retardé.*

Parfois une colonie dense d'Aphides ayant disparu d'une feuille, une autre s'installe à sa place. Avant même que la surpopulation se produise, on observe l'apparition d'un nombre inusité d'ailés.

Nous avons plusieurs fois rencontré ce phénomène dans nos élevages et c'est la seule façon dont nous ayons obtenu des ailés sur feuilles coupées : il suffit, en effet, que la feuille ait porté une colonie dense lorsqu'elle faisait partie d'une plante pour que, même coupée, elle apporte une nourriture remaniée aux aphides qu'on installe de nouveau sur elle. Mais, dans ce cas, le pourcentage d'ailés reste faible.

Bonnemaison a observé le même phénomène sur les feuilles de Chou; il a obtenu 3,2 et 14,5 % d'ailés, même parmi les descendants d'ailés qui sont habituellement aptères et même parmi des isolés (jusqu'à 10 % d'ailés). Si l'on provoque une nouvelle surpopulation on peut obtenir 100 % d'ailés.

Le même auteur a mis en évidence les phénomènes de micromigrations sur le Chou et le Colza; il indique que le pourcentage d'ailés, dans les parties abandonnées par la population jeune, est aussi élevé que sur les pousses récentes nouvellement infestées : les parties relativement abandonnées sont donc le siège de l'effet de groupe retardé.

Toutefois, en accord avec Bonnemaison, nous rappelons que des feuilles désormais jaunies on n'obtient plus rien (cf. ch. XII, § 4). De même une surpopulation assez intense peut provoquer l'arrêt de la photosynthèse par suite d'une obscuration presque totale (nous avons observé parfois deux couches superposées d'*A. leguminosae*) : aucun ailé n'apparaît plus après quelque temps et la colonie meurt toute entière sur place.

4. *Famine.*

La famine, pour un Aphide à jeûn, se traduit par le déversement d'une quantité accumulée de salive enrichie en enzyme. La digestion est plus rapide, plus complète et plus étendue. Sans doute l'apparition des ailés dans ce cas tire-t-elle son origine de là.

Ce phénomène a été observé par Van der Merve sur l'*A. leguminosae;* de nombreux auteurs ont fait cette expérience avec de 10 à plus de 60 % de succès contre 0 à 10 % chez les témoins (Gregory, 1917; Wadley, 1923, 1931; Ackermann, 1926; Reinhard, 1927). Le jeûne pratiqué a duré de 7 h. 30 à 16 heures par jour, une fois ou répété. Sauf exception *(Toxoptera graminum)* les ailés n'ont pas donné de descendants ailés.

Sur feuilles de Chou coupées, les résultats obtenus par Bonnemaison sur *Brevicoryne brassicae* sont faibles (5,6 % en juin, moins de 1 % en décembre, 0 en été).

Mais Shull a montré que la famine accélère les autres processus d'obtention des ailés, notamment dans les expériences démontrant l'influence de la lumière (1928); ceci s'entend pour des élevages sur plantes entières.

5. *Sensibilité spécifique et grégarisme, « effet d'exigence ».*

Nous avons signalé plus haut (ch. XII, § 4), un premier groupe de phénomènes : le pourcentage d'ailés dépend, pour une même espèce, de la plante-hôte.

Inversement, pour une même plante-hôte, les diverses espèces d'aphides ne réagissent pas de la même façon.

Ainsi, d'après Bonnemaison, le *Brevicoryne brassicae* donne, sur chou en pot, 33 % d'ailés au maximum et le *Myzus persicae* de 50 à 80 % en septembre-octobre et sans groupement.

Le groupement produit par contre généralement 30 à 60 % d'ailés au maximum chez *Brevicoryne brassicae*, mais 10 à 30 % seulement chez *Myzus persicae*, la mortalité étant, de plus, très accrue dans cette dernière espèce. D'après l'expression de Davis et Landis (1951), l'action de la surpopulation sur le *Myzus persicae* est négative.

Or le *Myzus* diffère du *Brevicoryne* par son très faible grégarisme : il est très sensible à la moindre concentration de population, c'est-à-dire au moindre remaniement de sa nourriture, dès le deuxième ou le troisième stade; ensuite les individus s'éloignent les uns des autres. Le *Brevicoryne* au contraire, s'accommode très bien de la vie en groupe même au stade adulte, et cela presque sans mortalité anormale.

Sur feuilles de Radis, le phénomène est le même que sur feuilles de Chou : cela ne tient donc pas à la plante, mais seulement aux exigences individuelles particulières du *Myzus persicae*.

Suivant qu'on se place au point de vue de la nutrition individuelle, ou au point de vue de l'apparition des ailés, on dira que *Myzus persicae* est plus exigeant ou qu'il réagit plus facilement aux facteurs indirects d'apparition des ailés.

La deuxième loi démographique de Cantillon exprime la même chose en démographie humaine : « le maximum de population est d'autant plus vite atteint qu'à subsistances égales, l'exigence en subsistances de chaque individu ou de chaque classe d'individus est plus élevée ». Les divers niveaux de vie ont donc leurs correspondants chez les diverses espèces d'aphides; c'est la marque de ce que Landry a appelé « le régime démographique intermédiaire ». Nous proposons d'appeler chez les Aphides l'intervention des exigences spécifiques qui s'ajoute à l'effet de groupe, « effet d'exigence ».

L'effet d'exigence est encore plus faible chez *Aphis leguminosae* que chez *Brevicoryne brassicae*, les comptages dans la nature nous ont montré qu'il y a rarement plus de 2 à 5 % d'ailés.

L'effet d'exigence renforce tous les phénomènes susceptibles de favoriser l'apparition des ailés rencontrés plus haut. Les différences qui ont été trouvées dans l'action des substances chimiques, bien qu'elles procèdent sans doute partiellement des réactions des diverses plantes, sont probablement aussi attribuables aux divers seuils de

sensibilité des espèces au flux de la translocation. Ainsi le *Myzus circumflexus* sur Pervenche ne donne jamais 100 % d'ailés, même avec du saccharose à 15 %, ou du sulfate de Magnésium à 0,025 M, tandis que le *Macrosiphum rosae* est sensible à des dilutions de sulfate de magnésium bien inférieures à 0,001 M (Shinji, 1918). Le *Macrosiphum prunifoliae* (Ackermann, 1926), donne 20 à 25 % d'ailés sous l'influence du sulfate de magnésium à 0,0005 M !

6. *Rôle des géniteurs, « effet d'exigence intraspécifique ».*

Dans les 8 cas relevés au cours de l'élevage de nos 4 souches d'*A. leguminosae*, nous avons noté à quel moment apparaissent les ailés dans la descendance d'une même mère. Normalement les ailés apparaissent toujours dans la première moitié de la génération : leur rang correspond à peu près à celui des femelles eugoniques et celui des mères des ailés également. Les femelles d'*A. leguminosae* peuvent donc produire des ailés pendant la période optimale de la ponte.

Ces résultats ont été obtenus sur feuilles coupées (cf. § 3). Il n'est donc pas possible de supposer que les femelles, ayant produit des ailés, apportaient avec elles quelque tendance que ce soit à produire ces ailés en dehors de l'influence du seul végétal signalée plus haut. Le rôle de ces femelles, en tant que génitrices, se borne donc à leur possibilité d'engendrer des ailés.

Les expériences faites au frigidaire sur plante entière confirment ces notations : dans les trois lots étudiés (cf. ch. XI, § 2), les ailés sont apparus dans le premier quart de la descendance. Mme Soyer (1939), voit apparaître les ailés aux premier, deuxième et troisième jours de ponte.

On doit vraisemblablement rapprocher cette époque de ponte des ailés de l'effet d'exigence (§ 5). En effet, les femelles eugoniques, ayant une mortalité moindre et une capacité reproductrice plus grande, sont plus exigeantes en subsistances que les femelles ana ou catagoniques. De plus, toute femelle parvenant au moment où ses capacités reproductrices sont les plus élevées, est plus exigente. Il est normal qu'elle tende à produire, à ce moment-là, des ailés si ses exigences ne sont pas satisfaites.

Nous proposons de nommer ce phénomène « effet d'exigence intra-spécifique ». Les différences, en effet, portent entre catégories de femelles, les ana et catagoniques ne produisent presque pas d'ailés, tandis que les eugoniques en produisent et tendent à éliminer les autres, suivant les phases d'une fonction logistique (cf. ch. VI, § 7).

Un phénomène analogue a été observé en démographie humaine par Thompson (1937), dans les territoires surpeuplés de la Chine, dont la population reste, envers et contre tout, sédentaire : une classe, celle des riches, plus exigente dans son niveau de vie, subit une moindre

mortalité et une moindre réduction de fécondité que les classes pauvres qu'elle tend à écraser en période de disette.

Moins l'espèce est grégaire et plus elle est exigeante, plus facilement et plus longtemps elle donnera des ailés. C'est ainsi que, chez *Brevicoryne brassicae* Bonnemaison a trouvé au moins 20 % d'ailés dans la descendance des femelles jusqu'au 23e jour de vie (longévité 35 jours), mais il y a un maximum (49,4 % le 7e jour).

Chez *Myzus persicae* le même auteur a montré que la production d'ailés (20 à 50 %) est maxima le 18e jour sur 30 et presque n'importe quel individu peut donner des ailés. Gregory (1917) et Shull (1935) ont observé sur d'autres espèces des phénomènes semblables, sauf dans la descendance de virginipares ailés. Mme Soyer et Van der Merve notent la même restriction en ce qui concerne l'*A. leguminosae* et nous la confirmons.

7. *Sensibilité suivant l'âge.*

La sensibilité des pucerons aux facteurs induisant l'apparition des ailés varie suivant leur âge.

Nous avons groupé des *A. leguminosae* à des stades de plus en plus jeunes et nous avons suivi l'apparition des ailés dans la descendance; en laissant les descendances plus ou moins longtemps groupées, le groupement a pu agir pendant des temps variables sur les parents et sur les descendants.

Ce sont seulement les descendants à la première génération, ayant accompli leurs stades I et II complets (environ 3 jours), à côté de leur mère, qui peuvent devenir ailés; nous en avons atteint un pourcentage sensiblement maximum en les laissant quatre jours groupés; au delà l'obtention en est courante.

Nous n'avons jamais obtenu d'ailés à la première génération dans les descendants de mères n'ayant pas été groupées au moins depuis le stade II.

Chez *Brevicoryne brassicae* d'après Bonnemaison cette condition relative aux mères est inutile; si on groupe les femelles à partir du stade III, on obtient, il est vrai, des ailés plus tôt que normalement (§ 6), mais la position du pourcentage maximum reste entre le 7e et le 12e jour de ponte. En outre, les larves néonates groupées pendant deux jours seulement avec leur mère, peuvent devenir ailées. Elles peuvent même le devenir en restant groupées plus longtemps entre elles, mais loin de leur mère.

Chez *Myzus persicae* cette dernière condition, prolongée seulement deux ou trois jours, suffit pour induire l'apparition d'ailés. Tout porte à croire que les individus absolument isolés devenant ailés sont même sensibles aux effets de leurs propres piqûres sur le substrat. Mais l'action des mères renforce aussi l'apparition d'ailés. Ces comparaisons con-

firment ce que nous avons dit concernant les relations entre l'apparition des ailés, le grégarisme et l'effet d'exigence.

Shull (1938) a montré que chez le *Macrosiphum solanifolii*, les embryons destinés à donner des ailés développent le pigment oculaire rouge vingt-six heures avant la naissance, de sorte qu'on peut distinguer les futurs ailés des autres. Chez l'*A. leguminosae*, les futurs ailés semblent développer ce pigment beaucoup plus tôt, quand leur mère a atteint le 3e stade. Sans doute est-ce là un phénomène concomitant avec la détermination de l'apparition des ailes et justifiant les délais de groupement signalés.

Dans les cas de néoténie, chez l'*A. leguminosae*, la femelle cesse de muer aux stades II ou III. Dans ces conditions, les jeunes qui deviennent ailés semblent subir une détermination plus rapide. La néoténie, vue sous cet angle, est bien un phénomène de défense de l'espèce devant une menace d'extinction rapide.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

L'expérimentation nous a montré de quoi dépendent la fécondité, la mortalité et l'émigration, qui sont les trois facteurs démographiques dont dépendent les invasions d'*Aphis leguminosae*.

La fécondité et la mortalité, ainsi que les autres caractères biologiques, dépendent de la température et de l'humidité. Les variations de valeur de ces caractères peuvent être inscrites dans des graphiques grossièrement en forme de cardioïdes, comportant généralement un optimum pour le degré hygrothermique T*h* = 50 (voir définition de T*h* au ch. VII), et une humidité critique, voisine de 70 % au niveau de laquelle tout caractère prend une valeur inférieure, à température égale. Dans les combinaisons de haute température et de forte humidité, apparaît la reproduction néoténique. Les variations, surtout celles de la néoténie, dépendent de facteurs raciaux, et l'adaptation des aphides aux conditions expérimentales n'est pas immédiate, modifiant les valeurs absolues des caractères sans modifier le sens des variations. Dans la région optimale pour la fécondité et la survivance, la population aphidienne a crû suivant une raison géométrique (taux de progression vrai) un peu supérieure à 3 dans nos élevages, mais ce taux peut monter jusqu'à 10 dans la nature et en début d'invasion. Là plupart des notions démographiques mises au point pour l'espèce humaine ou les autres groupes d'animaux, sont utilisables dans l'étude de l'*A. leguminosae*.

Si l'*A. leguminosae* est exposé directement à la lumière solaire, la valeur de ses caractères biologiques diminue. Mais la lumière, indirectement par la photosynthèse dont la plante-hôte est le siège, relève ces valeurs considérablement, surtout si la compétition est faible.

L'apparition des ailés dépend directement de la translocation des hydrocarbones dans les plantes. Cette translocation a lieu normalement au cours du rythme nyctéméral et elle subit des accélérations pendant la maturation des plantes, et à certaines saisons; elle est plus ou moins intense suivant les espèces de plantes; elle peut augmenter artificiellement, et par suite de causes pathologiques (virose de la rosette en particulier), quand on arrose les plantes à l'aide d'oligo-éléments (métaux lourds) ou de certaines substances comme l'alcool et le sucre. Dans tous ces cas, le nombre d'ailés croît. On peut arrêter la translocation des hydrocarbones en mutilant les plantes et, en particulier, en faisant des élevages sur feuilles coupées ou sur rameaux, ou en freinant ou arrêtant la photosynthèse. Dans ces cas, le nombre d'ailés peut tomber à zéro.

La digestion extraorale des aphides se prolonge après la piqûre, et augmente aussi cette translocation; si ce phénomène suit une

surpopulation, l'apparition d'ailés résultante est un effet de groupe, parfois retardé; la famine provoque le même phénomène; mais ce sont les espèces les plus exigentes du point de vue nourriture et les moins grégaires qui sont en retour les plus sensibles à l'accélération de la translocation des hydrocarbones : chez elles, l'augmentation du taux d'ailés est un effet d'exigence. Cet effet d'exigence se retrouve intraspécifiquement dans la descendance, les ailés apparaissant dans les lignées eugoniques, les plus exigentes. Chez l'*A. leguminosae*, le groupement qui provoque l'apparition d'ailés, doit agir au moins depuis le stade II chez les femelles et jusqu'au 3e jour de vie chez les descendants.

Telles sont les influences essentielles des conditions externes et internes, susceptibles d'expérimentation, sur l'accroissement et la dispersion des populations d'*Aphis leguminosae*.

TROISIÈME PARTIE

ECOLOGIE D'APHIS LEGUMINOSAE THEO.

GÉNÉRALITÉS

Nous avons étudié par l'expérimentation l'influence des conditions externes et internes sur la valeur des caractères biologiques, préalablement évalués.

Il nous reste à transposer les conditions expérimentales aux données existant réellement dans la nature.

Rappelons auparavant quelques notions pratiques générales.

La maladie de la « rosette de l'Arachide » véritable se manifeste quatorze jours après la piqûre d'*Aphis leguminosae*, par une chlorose superposée à un cloquage. *A. leguminosae* est véhiculé au début et à la fin de la saison humide par les vents, et en quantité d'autant plus grande que l'on considère des couches d'air plus proches du sol. C'est ce qui fait que, dans un champ bien nivelé, l'attaque est la plus intense sur les bordures du champ (effet de bordure).

Les agronomes ont constaté que, lorsque l'on serre les plants d'arachide, *A. leguminosae* ne pullule plus; nous avons montré que, si l'on dispose des bandes d'arachide serrées autour d'un champ, l'invasion d'*A. leguminosae*, au lieu de s'étendre par taches, est stoppée par ces bandes : c'est ce que nous avons appelé le « phénomène de barrière ».

Le chapitre XIV traitera de ce « phénomène de barrière » et de ses causes. Le chapitre XV traitera de l'apparition saisonnière et le chapitre XVI de l'extension géographique du puceron de l'arachide, en fonction des conditions météorologiques, principalement de la température et de l'humidité. Nous ne disposons pas, en effet, d'un réseau de données solarimétriques en Afrique Noire. Il y a tout lieu de croire qu'il en sera encore longtemps ainsi, en raison de la fragilité et du coût de l'appareillage. Le problème se réduira donc, pour nous, à étudier l'application des données expérimentales sur la température et l'humidité aux graphiques climatologiques.

CHAPITRE XIV

LE PHÉNOMÈNE DE BARRIÈRE

Dans une publication antérieure (1), nous avons montré que la quantité de pieds d'arachide attaqués dans une culture expérimentale comportant divers écartements, est directement proportionnelle à la surface occupée par chaque pied, à condition que les éléments ayant des écartements différents ne dépassent pas 3,5 m de côté en tous sens. L'effet de bordure est, dans ce cas, supprimé : seules agissent les conditions favorables à l'*A. leguminosae* dans les différents écartements.

Si les éléments sont plus grands, à l'effet d'écartement se superpose l'effet de bordure. Si l'on considère l'ensemble de la culture expérimentale, on constate que le pourcentage d'attaque dans chaque élément dépend partiellement de son écartement, et partiellement des écartements des éléments voisins : l'effet de bordure se produit sur chaque limite, quelle que soit la position de l'élément dans l'ensemble; les écartements serrés défavorables à l'*A. leguminosae* tendent à diminuer l'attaque dans les écartements voisins moins serrés et les écartements moins serrés tendent à augmenter l'attaque dans les écartements voisins plus serrés. Cette combinaison de l'effet de bordure et des conditions défavorables constitue ce que nous appelons le phénomène de barrière.

Si l'effet de bordure est bien connu, il n'en est pas de même des facteurs défavorables au puceron dans les plantes serrées : s'agit-il d'une diminution de fécondité ou d'une augmentation de mortalité « générale » ou de mortalité « individuelle » c'est-à-dire parasitaire, suivant l'expression de Thompson (1939)? Y a-t-il des ailés?

1. *Première hypothèse : rôle des Entomophthoracées.*

A la suite de la découverte des champignons entomophages en Afrique du Sud (*Entomophthora aphidis*, Storey, 1935), au Congo belge (Soyer, 1939) et en Sierra Leone (*Empusa fresenii*, Hargreaves, 1932), on a cru que le serrage des pieds d'arachide permettait l'entretien d'une humidité suffisamment élevée pour que les colonies d'*A. leguminosae* soient détruites par ces champignons.

Or, dès 1928, Thompson avait montré que les pluies qui, d'ordinaire, favorisent les grandes humidités, détruisent plus l'*Empusa fresenii* que les aphides, de sorte qu'au bout de quelque temps la population aphidienne, loin d'avoir diminué, a augmenté de 50 % !

(1) Réal (P.). Sur une nouvelle méthode de lutte en Entomologie appliquée, basée sur le "phénomène de barrière". *C.R. Ac. Agr. Fr.*, pp. 237-9, 1950).

Chez les aphides, nous ne connaissons qu'un cas de contrôle — partiel — des invasions par les champignons, celui du *Macrosiphum granarium* (Philips, 1916); encore le cas est-il très particulier.

Nous avons procédé à des mesures d'humidité dans les cultures d'arachide, particulièrement en Casamance (C.G.O.T.) pour étudier l'influence des écartements et de l'âge des plantes.

Remarquons tout d'abord que, d'après le graphique 42, les intervalles entre les lignes de plantes sont plus humides (de 9 %) que le sol nu et que la culture est plus humide encore (de 12,4 %).

Nous disposions de deux types d'écartements : soit des lignes régulières écartées de 60 cm (A), les plantes étant écartées sur la ligne de 15 ou 20 ou 25 cm (densités de 111.000, de 83.000 et de 67.000 pieds à l'ha); soit des lignes jumelées (B), distantes entre elles alternativement de 20 et de 80 cm, les plantes étant écartées sur la ligne de 12 ou 18 ou 30 cm (densités de 167.000, de 111.000 et de 83.000 pieds à l'ha).

L'augmentation de l'humidité pendant une période d'un mois, entre le 45e et le 75e jour de végétation dans les lignes jumelées, a été inversement proportionnelle au serrage (cf. graphique 43),

soit de 24,5 % pour 167.000 pieds/ha,
— 25,4 — 111.000 —
— 36 — 83.000 — dans les lignes jumelées.

Dans les lignes simples, au contraire, nous avons eu :

18,2 % pour 67.000 pieds/ha,
18 — 83.000 —
31,4 — 111.000 —

Ce n'est que dans les cultures toutes jeunes chez lesquelles les plantes ne se gênent pas entre elles que l'on observe une élévation de l'humidité parallèle au serrage des plantes.

La décroissance de l'humidité avec le serrage (graphique 44), à partir du 40e jour ou du 45e pour la densité de 111.000 pieds/ha en lignes simples, et beaucoup plus tôt dans les lignes jumelées, provient de la chute des feuilles provoquée par une maladie cryptogamique universelle, la cercosporiose. Cette maladie souvent grave, reconnaissable aux taches de feuilles, fait des progrès rapides en raison de l'humidité des jeunes cultures, mais agit bien avant que les Entomophthoracées ne puissent atteindre l'*A. leguminosae*. L'humidité n'est pas responsable du phénomène de barrière par l'intermédiaire des Entomophthoracées.

2. *Rôle de la température.*

Nous avons enregistré la température en même temps que l'humidité dans les essais d'écartements et dans les plants des différents âges.

Pour une densité de	167.000	pieds/ha, elle baisse de	2°,5
—	111.000	—	5°,5
—	83.000	—	4°,5
—	66.000	—	2°,5

Ceci s'entend de la valeur maxima enregistrée dans le milieu du jour.

Il y a donc un maximum pour la densité de 111.000 pieds/ha pendant la période végétative la plus active. Pour les lignes simples ce maximum correspond à un maximum d'humidité, lequel correspond lui-même à l'équilibre de la valeur la plus élevée entre la perte des feuilles et la densité de la culture.

Pour cette densité optima la température, parmi les pieds âgés de 60 jours, était abaissée de 3°,4;

Pour cette densité optima la température, parmi les pieds âgés de 60 jours, était abaissée de 3°,4;

50	—	2°,3;
40	—	2°,1;
30	—	3°,5;
20	—	4°.

On voit, par ces résultats, que l'abaissement de température — et l'augmentation d'humidité — diminue d'abord au moment de l'attaque de cercosporiose, puisqu'il augmente à nouveau lorsque

---

Légende de la planche.

Fig. 42 : Comparaison des hygrométries sous culture *(c)*, dans les intervalles entre les lignes *(i)* et à l'extérieur *(e)* (Casamance, septembre 1951). En ordonnées humidités relatives (U) en %.

Fig. 43 : Augmentation de l'humidité relative sous culture par rapport à l'extérieur en fonction du serrage des arachides. En ordonnées augmentation de l'humidité relative en %; en abscisses densité de la culture en milliers de pieds à l'ha. A : lignes simples; B : lignes jumelées.

Fig. 44 : Augmentation de l'humidité relative sous culture par rapport à l'extérieur en fonction de la date des semis. En ordonnées l'augmentation de l'humidité relative en %; en abscisses la date des semis.

Fig. 45 à 49 : Insolation (radiation globale) à l'extérieur *(e)* et sous culture d'Arachides *(c)* en calories/cm^2/min (Casamance).

Fig. 45 : Lignes jumelées, écart 30 cm sur la ligne, notation par vingt secondes de 16 h. 10 à 17 h. 10 (24 septembre 1951).

Fig. 46 : Lignes simples, écart 20 cm, notation par vingt secondes de 11 h. 30 à 12 heures (21 septembre 1951).

Fig. 47 : Lignes simples, écart 25 cm, notation par trois minutes de 15 h. 09 à 17 h. 36 (20 septembre 1951).

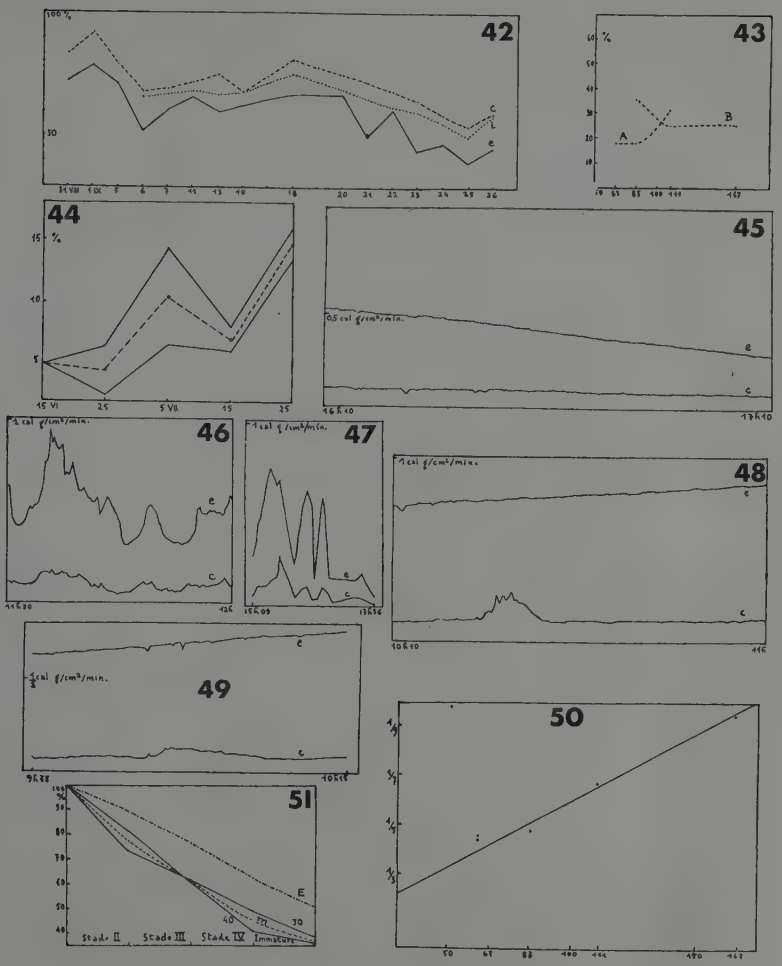


FIG. 48 : Lignes simples, écart 15 cm, notation par vingt secondes de 10 h. 10 à 11 heures (23 septembre 1951).

FIG. 49 : Lignes jumelées, écart 12 cm, notation par vingt secondes de 9 h. 33 à 10 h. 15 (25 septembre 1951).

FIG. 50 : Variation du rapport d'insolation entre l'extérieur et le couvert de la culture, selon le serrage des plantes. En ordonnées la valeur du rapport; en abscisses la densité de la culture en milliers de pieds à l'ha.

FIG. 51 : Survie de l'*A. leguminosae* en élevage (Adiopodoumé, E) et dans la nature (comptages de Boukoko). 30 : sur plantes espacées de 30/30 cm; 40 : sur plantes espacées de 40/40 cm; *m* : moyenne dans la nature.

l'arachide reprend des feuilles. Le facteur température ne peut donc pas être considéré comme variant assez et dans une direction unique, pour expliquer l'arrêt de la pullulation de l'*A. leguminosae*, bien que son influence, jointe à celle de l'humidité, joue quelque peu sur la fécondité.

3. *Rôle de l'insolation.*

Sachant que la lumière et l'insolation peuvent agir directement et indirectement sur les caractères biologiques des Aphides, nous avons fait des mesures d'insolation dans les plantes afin de mesurer la quantité de radiations reçue par chaque plante.

Pour une densité de 67.000 pieds/ha, le rapport entre l'insolation à l'air libre et l'insolation sous culture (graphiques 45 à 50) est de

4,64 dans les lignes simples,
4,48 dans les lignes jumelées.

Pour une densité de	83.000	pieds/ha, le rapport est de	4,81;
—	111.000	—	6,67;
—	167.000	(lignes jumelées)	9,5.

L'insolation sous la culture, lorsque les aphides se tenaient dans cet endroit, était donc plus favorable à l'augmentation de fécondité dans les plantes très serrées, par influence directe.

En étudiant les plantes aux différents âges pour une densité de 111.000 pieds/ha nous avons constaté que le rapport entre l'insolation à l'air libre et l'insolation sous culture passe par un maximum (7,6 à 8,25) vers le 50e jour et que les plantes âgées de soixante jours, ont, de nouveau, le même rapport que les plantes âgées de vingt-cinq jours (environ 6 par suite de la cercosporiose); il y aurait donc une période légèrement plus favorable au puceron vers le 50e jour de végétation.

Mais l'action indirecte de la lumière se fait sentir par l'intermédiaire de la photosynthèse. Un pied serré à 40/40 cm reçoit quatre fois plus d'énergie solaire qu'un pied serré à 20/20 cm; cela explique que les plantes plus serrées tendent à s'étioler et à devenir plus hautes que les autres. Nous avons, par des mesures précises, constaté que les plants serrés à 20/20 cm avaient des tiges principales 10 % plus hautes que les plants serrés à 50/50 cm. La maturation est plus rapide, mais la production individuelle est beaucoup diminuée, car la sève élaborée par le toupet de feuilles qui reste au sommet de la plante est plus pauvre.

De là s'ensuivent une série de conséquences concernant l'*Aphis leguminosae*. Tout d'abord, la fécondité décroît avec l'apauvrissement de la sève. Ensuite, les Aphides qui ne trouvent pour s'installer que le toupet sommital de feuilles se trouvent exposés à l'insolation directe qui réduit encore plus leur fécondité.

Mais surtout les plantes étiolées, qui ne sont le siège que de translocations d'hydrocarbones particulièrement réduites, ne produisent presque pas de pucerons ailés (cf. ch. XI, § 3) : la progression de l'insecte en tache d'huile, sous l'action du vent et par l'intermédiaire des ailés, est arrêtée.

Cette progression, dans des arachides plantées aux écartements normaux, est en moyenne de 0,7 m par jour sous le vent, et de 0,15 m contre le vent. Le rôle protecteur de bandes serrées d'arachide convenablement établies est donc très important.

4. *Causes diverses de mortalité.*

La réduction de fécondité et la suppression des ailés n'est peut-être pas la seule cause du phénomène de barrière : la mortalité peut-elle être augmentée?

Nous avons effectué à Boukoko (Oubangui-Chari) un certain nombre de comptages dans la nature; l'un a été fait sur un pied seulement, dans un écartement de 40/40 cm; l'autre sur un groupe de pieds serrés à 30/30 cm. Ces comptages ont duré six mois. Voici, d'après ces comptages, quelle est l'évolution de la population dans ces écartements.

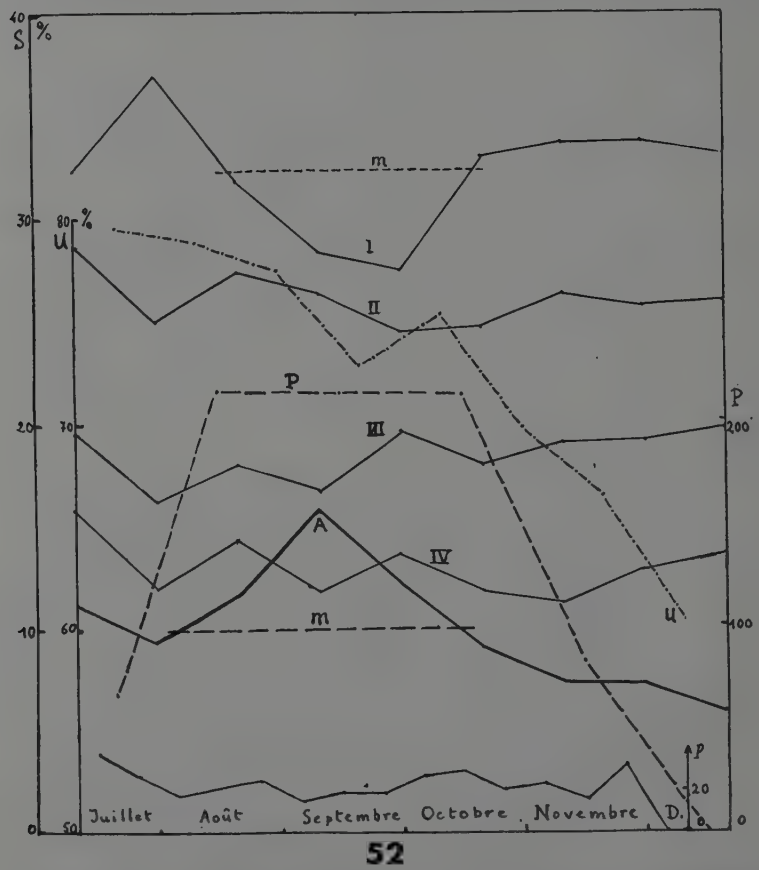
		Ecartement 40/40 cm			Ecartement 30/30 cm			Moyenne	
Stade	Age en jours	Survivants	Morts	% Survivants	Survivants	Morts	% Survivants	Nombre	%
I	1-2	3.489		100	4.102		100	7.591	100
II	3	2.888	607	82,8	3.019	1.083	73,6	5.907	77,8
III	4	2.155	733	61,7	2.528	491	61,6	4.683	61,7
IV	5	1.471	684	42,1	2.010	518	49,0	3.481	45,8
A	6	1.272	199	36,4	1.581	548	38,8	2.853	37,6

Dans l'écartement de 40/40, la mortalité est moins forte au début (17,2 % au lieu de 26,4), ce qui doit être dû à une meilleure nutrition et à une compétition moindre, mais du stade III au stade IV, il y a une baisse beaucoup plus forte qui se ralentit ensuite (cf. graphique 51).

Comparons avec nos élevages faits à Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). La base de référence sera constituée par les femelles eugoniques.

Souche	Nb. stades					% stades				
	I	II	III	IV	A	I	II	III	IV	A
AD ...	467	434	373	306	250	100	92,9	80	65,5	53,4
B1.....	840	702	513	497	355	100	83,6	61,1	59,2	42,3
R-150 .	373	346	331	243	227	100	92,7	88,7	65,3	60,8
R-155 .	627	503	547	398	346	100	93	87,2	63,5	59,3
Total ..	2.307	2.065	1.764	1.444	1.178	Moy.100	89,5	76,5	62,5	50,9

Dans la nature comme dans les élevages, il y a environ 23 % de perte d'effectif entre le stade II et le stade adulte, à chaque mue.



52

FIG. 52 : Influence mécanique des pluies sur la composition de la population aphidienne (d'après les comptages de Boukoko). En ordonnées à gauche, S : pourcentage de chaque stage dans la population totale; U, humidité relative pour cent; à droite : P, nombre de mm de pluie par mois; *p*, valeur moyenne de chaque pluie; *m :* pourcentage moyen des stades I et A dans la population.

Mais dans la nature, il y a une plus grosse mortalité dans les deux premier jours (22,2 au lieu de 10,5 %).

Comme le montre le graphique 52, la mortalité plus forte dans la nature provient du fait que les aphides n'y sont pas protégés des

pluies. Normalement, si dans l'ensemble des comptages que nous avons faits dans tous les écartements, nous mettons en rapport le pourcentage des différents stades et l'intensité des pluies, nous constatons que (tandis que l'humidité augmente en même temps et que, dans les conditions de température de Boukoko, il doit s'ensuivre une augmentation de fécondité), le nombre des aphides aux stades I et II surtout, et à un moindre degré aux stades III et IV, est réduit. Ce sont donc les jeunes qui sont le plus fréquemment noyés mécaniquement par les pluies et la mortalité supplémentaire que nous trouvons par rapport aux élevages est de 89,5—77,8 = 11,7 %. La mortalité plus élevée du stade III au stade IV, dans l'écartement de 40/40 cm est probablement dûe à la même cause.

Au total, le pourcentage d'adultes dans la nature est abaissé, par rapport au pourcentage d'adultes en élevage, d'environ 13 %, valeur résultante de l'action des pluies; il l'est un peu plus dans les grands écartements, un peu moins dans les plus serrés. Il n'est donc pas possible d'expliquer par une augmentation de la mortalité le phénomène de barrière dans ces derniers.

Des pluies exceptionnelles sont beaucoup plus actives. Ainsi, en Russie d'après Rekach (1938), les fortes pluies peuvent détruire presque complètement l'*Aphis leguminosae* sur le cotonnier. D'autres cas analogues ont été signalés chez les Aphides (Thompson, 1928; Mordvilko).

5. *Rôle des prédateurs et des parasites entomologiques.*

Dans les régions très humides comme le sud de l'Oubangui et la Basse Côte d'Ivoire, on ne recontre guère en nombre appréciable que les Chrysopes et le *Xanthogramma aegyptium* (Syrphide); il y a peu de Coccinelles. Par contre, plus on va vers les régions sèches, plus les prédateurs et parasites sont nombreux. Une gradation semblable est signalée aux U. S. A. par Wadley (1931) pour les parasites du *Toxoptera graminum*.

Si l'humidité joue ce rôle indirect, on ne peut songer à invoquer la prépondérance des parasites entomologiques dans les cultures serrées, d'autant plus que le phénomène de barrière est aussi accentué dans les régions humides que dans les autres.

Il existe des cas de contrôle de l'*Aphis leguminosae* par des parasites, sur le Cotonnier. Radziewskaya (1939) signale qu'en Uzbekistan (région de Tachkent), le *Brumus octosignatus* et le *B. 11-punctatus* jouent un rôle utile au printemps; dans la région d'Odessa Volkov (1937) a vu le contrôle complet de l'espèce par *Coccinella 7-punctata* et *Adonia variegata* en juin. A Bouaké (Côte d'Ivoire) le contrôle le plus effectif provient d'un *Lysiphlebus* (Hym. Aphidiide) d'après Delattre.

CHAPITRE XV

APPARITION SAISONNIÈRE

1. *Généralités.*

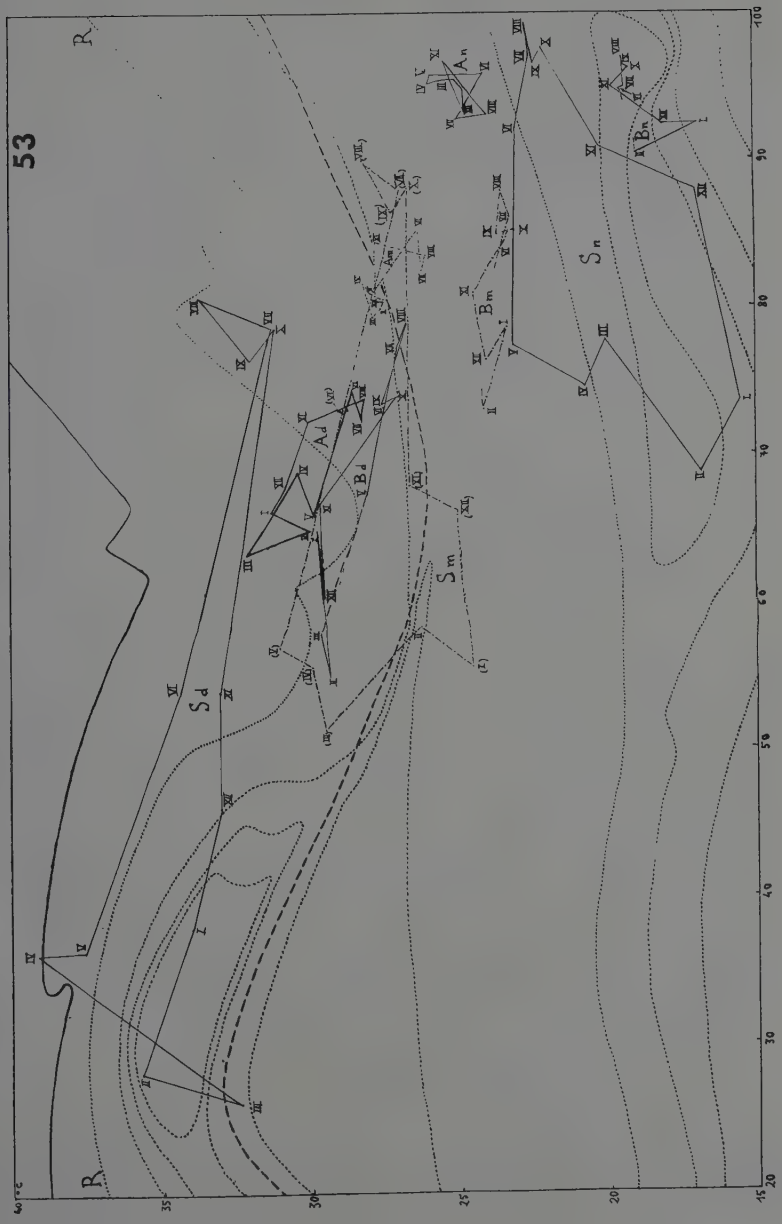
La possibilité de faire correspondre les données expérimentales (cf. ch. VII à IX) et les données météorologiques, dépend de plusieurs conditions.

Tout d'abord les données météorologiques, fournies par l'A.O.F. en particulier, ont été observées en abri persienné. Nous avons constaté à l'aide de mesures faites en abri, à l'extérieur et sous culture, là où vit l'*A. leguminosae*, que la valeur moyenne des températures et des humidités relatives sous culture sont sensiblement les mêmes qu'en abri ! A l'extérieur, par contre, il y a de très grosses différences allant jusqu'à 2 ou 3°, et pour les humidités relatives jusqu'à 15 ou 20 %. Cette question a été discutée notamment par Cook (1925, etc.). Nous pouvons donc poser en principe que les valeurs officielles correspondent aux mesures sous culture d'Arachide.

Nos expériences ont été faites à des températures et des humidités qui, selon Shelford (1926), sont constantes, c'est-à-dire dont les valeurs extrêmes ne sont pas différentes de plus de 2° pour les températures et de 10 % pour les humidités. Shelford tolère même des écarts de 5°. D'après Headlee (1914), les températures constantes peuvent donner, pour le *Toxoptera graminum*, des différences de longévité de 25 fois par rapport aux températures variables naturelles. Ce cas, s'il est exact, nous paraît très spécial (Allee et Coll.). Il n'y a pas, en Basse Côte d'Ivoire, de variations naturelles de température et d'humidité susceptibles de provoquer, par rapport à l'expérimentation, des différences aussi grandes.

Légende de la planche.

Fig. 53 : Recouvrement des climatogrammes des stations d'étude de l'*A. leguminosae* et du graphique du taux de progression de la population en fonction de la température et de l'humidité. S : Sefa (Casamance); A : Adiopodoumé (Côte d'Ivoire); B : Boukoko (Oubangui-Chari). S*d*, A*d*, B*d* : climatogrammes extrêmes diurnes (U minima et *t* maxima); S*n*, A*n*, B*n* : climatogrammes extrêmes nocturnes (U maxima et *t* minima); S*m*, A*m*, B*m* : climatogrammes moyens. Les chiffres romains indiquent les mois. Coordonnées et limites comme dans la figure 18. En pointillés limites des différents taux de progression. Pour R. taux = 1 ; de part et d'autre, la population croît ou décroît.


53
R
R
Sd
Sm
Sn
Ad
Bd
Am
An
Bm
Bn
60°C
35
30
25
20
15
20
30
40
50
60
70
80
90
100

Nous avons travaillé dans trois stations : Boukoko (Oubangui-Chari), Séfa (Casamance) et Adiopodoumé (Côte d'Ivoire). Nous retenons trois graphiques climatologiques en fonction de la température et de l'humidité pour chacune de ces stations, l'un représente les conditions diurnes extrêmes (d), soit température maxima et humidité minima, le second les conditions nocturnes extrêmes (n), soit température minima et humidité maxima, et le troisième les valeurs moyennes de ces facteurs (m).

Reportons ces climatogrammes sur le graphique 53 agrandi (cf. ch. IX, § 4, graphique 38). Seuls les climatogrammes extrêmes diurnes (d) franchissent la ligne de démarcation entre les zones où la population est en décroissance (taux de progression **R** plus petit que 1) et les régions où elle est en croissance (R supérieur à 1). Ils ont donc, seuls, une signification en ce qui concerne la disparition ou l'invasion de l'*A. leguminosae*. Dans chacun de ces graphiques, les mois de saison humide correspondent à un taux positif (juin à novembre pour Adiopodoumé, mai à octobre pour Boukoko, juillet à octobre pour Sefa). On remarquera que, pour Boukoko, décembre, février et mars se trouvent près de la ligne, mais légèrement en dessous (0,5 à 1° C). Nous attribuons ce fait à ce que le graphique du taux de progression a été établi avec des souches aphidiennes de Casamance et de Côte d'Ivoire qui ont certainement des caractéristiques légèrement supérieures à celles des souches de Boukoko.

Notons, dès maintenant, que dans les régions de savanes assez sèches comme Sefa, le climatogramme extrême diurne s'étend partiellement en saison sèche dans les régions où le taux de croissance des populations est positif. Mais on constate que pour Sefa le climatogramme est en dehors de la limite de multiplication indéfinie sauf en mars. Il est certain qu'à ce moment là, une autre influence nocive agit sur l'*Aphis leguminosae*, et ce ne peut être que l'intensité de l'insolation.

Les graphiques nocturnes et moyens ont un intérêt pour le calcul des taux de progression, mais nous estimons que le manque de documents solarimétriques ne permet pas d'étendre valablement les conclusions sans des études particulières dans chaque région. Pour Sefa, par exemple, le climatogramme nocturne semble suivre assez bien entre juin et la mi-novembre les variations du taux de progression en grande culture dans des conditions normales de compétition.

2. *Déclenchement de l'invasion.*

D'après les données précédentes, l'*Aphis leguminosae* se multiplie pendant la saison humide. C'est bien ce qui a été observé. Voici par exemple, pour Sefa et Boukoko, les moyennes décadaires d'humidité minima diurne pour 1950 et 1951, et pour 1948.

Mois	Juin			Juillet			Août		
Décade	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Sefa 1950.....	45,7	55,5	80,8	81,0	75,7	88,5	82,0	85,2	82,2
— 1951.....				64,7	73,6	74,3	80,3	79,5	82,7
Boukoko 1948...		73,3	72,1	79,9	78,4	81,1	78,3	79,3	79,4

Mois	Septembre			Octobre			Novembre		
Décade	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Sefa 1950.....	74,9	75,5	71,5	75,9	67,5	69,5	—	—	—
— 1951.....	81,5	81,8	66.1	84,0	78,7	73,5	—	—	—
Boukoko 1948...	75,2	71,1	74,4	75,2	75,2	71,6	67,8	68,5	—

A Sefa, la maladie de la rosette est apparue en 1950, vers le 25 juillet, et en 1951, vers le 10 août; à Boukoko, en 1948, la maladie est apparue par taches notables vers le 20 juillet.

Nous avons reconnu, dans les graphiques des chapitres VII à IX, l'existence d'une humidité relative critique de 70 % environ. D'après les climatogrammes établis au paragraphe précédent, le taux de progression devient positif entre 68 et 74 % d'humidité, dans les trois stations où nous avons travaillé. La variation de température intervient beaucoup moins.

L'invasion de rosette a donc lieu, dans les trois cas précités, respectivement, au bout de 35, 30 et 40 jours. De ce délai doivent être ôtés quatorze jours d'incubation de la maladie de la rosette. L'invasion du puceron demande donc, en moyenne, vingt-et-un jours; ce qui équivaudrait à moins de 3 générations. Nous avons vu qu'en réalité, au taux de progression 4, ce délai est encore de trente jours, au taux 5, de vingt-cinq jours; au taux 9, il est de vingt jours. Or, nous avons constaté (ch. X, § 6) des taux supérieurs à 10 lorsque la compétition est très faible. Wright (1945) et Simpson (1945) ont montré que ce ne sont pas les populations d'importance moyenne ou grande qui se multiplient le plus vite, mais les petites populations dispersées localement et gardant certaines relations entre elles. Tel doit être le cas chez l'*A. leguminosae* au début de la saison humide, et telle doit être l'explication de la soudaineté avec laquelle la maladie de la rosette apparaît, environ trente-cinq jours après le premier passage au-dessus de 70 % de la moyenne décadaire d'humidité minima diurne.

3. *Fin de l'invasion.*

A Boukoko l'humidité diurne minima est brusquement tombée le 8 novembre 1948; l'arachide a commencé à sécher et on a constaté une recrudescence de la maladie de la rosette du 22 novembre au

2 décembre. Le puceron s'était beaucoup multiplié, avec apparition d'ailés, du 8 au 18 novembre. En 1949, l'humidité minima a fait une chute le 2 octobre; la maladie de la rosette a cessé de se répandre dans la semaine du 1er au 8 novembre : les Aphides, qui en étaient responsables, avaient donc achevé de se répandre entre le 18 et le 25 octobre. En 1950, à Séfa, l'humidité minima était tombée à moins de 70 % le 11 octobre; la maladie a achevé de se répandre entre le 15 et le 25 novembre; les aphides responsables avaient donc achevé de se répandre entre le 1er et le 11 novembre.

A la fin de la saison humide un délai de dix à trente jours se passe donc, avant que la population aphidienne ne diminue; cela correspond à 1 à 4 générations pendant lesquelles les femelles, qui habitent des plantes en maturation ou en fanaison, mettent au monde de futurs ailés. Une quinzaine de jours après la chute d'hygrométrie, on rencontre le maximum d'adultes ailés; cet essaimage se prolonge plus ou moins, suivant la rigueur de la sécheresse et c'est ce qui explique que l'extension de la maladie ne cesse généralement que dix à trente jours après la chute définitive de l'humidité minima diurne en dessous de 70 %.

4. *Saison habituelle d'apparition ; durée de l'invasion.*

La durée de l'invasion dépend de l'intervalle qui sépare le premier passage de la moyenne décadaire d'humidité minima relative diurne au-dessus de 70 % et son passage définitif en dessous de cette valeur. Pendant toute cette période, nos calculs faits à Séfa ont montré que le taux de la progression de la population est d'environ 3,5 : la maladie de la rosette s'étend en tache d'huile.

Toutefois, nous avons constaté que, dans les pays secs en particulier, les données climatologiques officielles correspondent à la plus grande surface et non aux conditions rencontrées dans les cultures et dans les galeries forestières ou autres biotopes spécialement humides. Il est donc utile, pour l'ensemble d'un tel territoire, d'abaisser le pourcentage indiqué de 70 à 60 %.

Pour l'A.O.F., par exemple, dans la zone littorale qui s'étend de la Guinée au Dahomey, l'humidité minima diurne à Tabou et à Sassandra tombe rarement à moins de 70 %. Ces deux stations, avec Lomé et Cotonou, ne voient pour ainsi dire jamais l'humidité minima diurne tomber en dessous de 60 %; le fait ne se produit que 4 décades par an en moyenne; mais à Conakry 12 décades sur 36 sont défavorables probablement dans presque tous les biotopes; et du 31 octobre au 10 juin, dans la plus grande partie du pays, l'humidité diurne est en dessous de 70 %.

Sur la carte d'A.O.F. (fig. 54), nous avons indiqué la limite I en deçà de laquelle il y a en moyenne une décade favorable à l'*Aphis leguminosae* chaque année (humidité minima diurne au moins égale

à 70 %). La limite II sépare les régions où il y a quelquefois une décade favorable et celles où l'on n'en a pas encore observé.

La limite I part de la région de Saint-Louis, traverse le Sénégal puis longe le littoral entre 200 et 400 km de distance; elle est plus à l'intérieur dans les régions montagneuses ou forestières (Fouta Djalon, synclinal Birrimien, Atakora), et plus près, dans les régions de plaine ou de faible altitude (Côte d'Ivoire, Dahomey).

La limite II longe à peu près le fleuve Sénégal, passe au sud de Bamako et suit de plus ou moins loin le 12° parallèle jusqu'à la Nigéria.

Entre le littoral et la limite I, les décades favorables se répartissent principalement autour du mois d'août (cf. Bouffil, 1933; Vuillet, 1934; Hargreaves, 1936); les mois de juillet et de septembre sont à peu près aussi favorables dans la majorité des stations. Dans une moitié des stations, généralement plus éloignées du littoral, une moitié des mois de mai, juin et octobre est encore favorable. Dans quelques stations comme Abidjan, Abengourou, Kindia, Gagnoa, quelques décades en novembre et décembre peuvent être considérées comme favorables.

A Dakar, le régime est assez spécial. Suivant les années, les mois de février à juin sont plus ou moins favorables; juillet ne l'est généralement pas, août à octobre le sont un peu. Cela est dû à ce que les vents alizés, grâce à l'anticyclone des Açores, apportent à l'atmosphère une humidité minima diurne supérieure à 70 %, pendant les premiers mois de l'année, et ces conditions sont meilleures que celles de la saison pluvieuse (juillet-octobre). Cette particularité climatologique s'étend à une partie du littoral, plus au nord (Saint-Louis), et plus au sud.

Dans les pays les plus méridionaux, la saison humide se divise souvent en deux, et c'est la raison pour laquelle on a aussi certaines années des périodes favorables en mai, et même en avril, à Abengourou (Côte d'Ivoire), Mamou, Macenta (Haute-Guinée).

Dans les régions septentrionales, le mois d'août est presque seul vraiment favorable, lorsqu'il l'est; juillet et septembre ne le sont pas moitié aussi souvent. Bouaké qui, dans la région du « V Baoulé », est le point le plus méridional, suit parfois à ce point de vue le régime des deux saisons humides, avec mai à juillet et septembre-octobre un peu favorables. Dans de tels pays se produisent des invasions locales pendant les périodes où l'humidité minima diurne est comprise entre 60 et 70 %, lorsque les îlots humides de végétation le permettent.

Au delà de la limite II n'existent que des invasions de cette dernière sorte, sauf peut-être à l'Office du Niger, sous le 14e parallèle : dans ce vaste territoire, l'irrigation modifie, en effet, le climat suffisamment pour permettre à l'*Aphis leguminosae* de faire de brèves apparitions (cf. Mallamaire).

5. Apparitions exceptionnelles.

Nous avons dit qu'à Bouaké (Côte d'Ivoire) on ne trouve généralement l'*Aphis leguminosae* qu'à la mi-août, dans les cotonniers.

Là, il est peu dangereux. Depuis que l'on observe les insectes nuisibles en Côte d'Ivoire, on n'a constaté qu'une seule fois une invasion véritable, en 1934, rapportée par Portères et Legleu (1937).

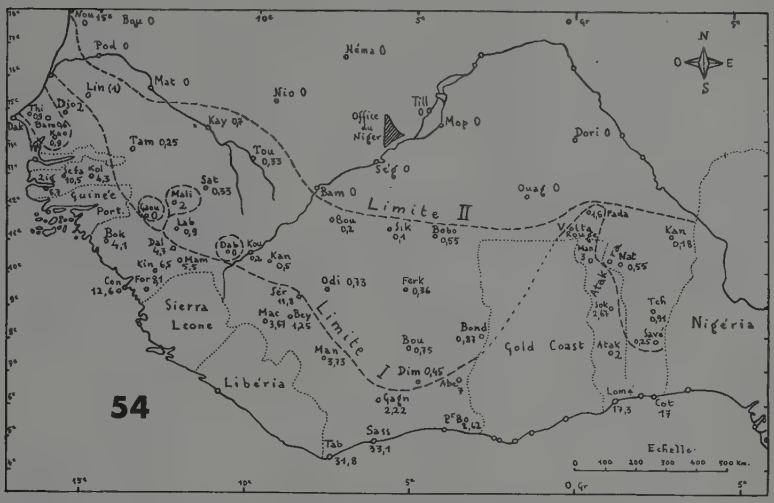
La « rosette » est apparue du 20 mai au 25 mai, et elle n'a pas cessé de se répandre jusqu'au 9 juillet. Or, voici les valeurs (tout à fait exceptionnelles) de l'humidité minima diurne pendant cette saison de 1934 (calculs faits d'après les archives Météo de l'A.O.F. à Dakar) :

Mois	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet
1re décade..	47,0	61,7	68,1	68,8	67,8
2e — ..	55,6	72,4	69,7	62,9	63,5
3e — ..	54,5	?	60,1	68,0	65,0

Les données officielles correspondent probablement dans les cultures, à des valeurs un peu supérieures. Il s'ensuit que, depuis le 10 avril, l'atmosphère a été favorable. D'après ce que nous venons de voir (§ 2), un délai de trente à quarante jours pour le début d'extension de la maladie de la rosette, nous porte entre le 10 et le 20 mai : on a constaté cette extension du 20 au 25 mai; ensuite, d'après les données météo, la période favorable a cessé vers le 10 juillet. Portères et Legleu donnent comme date ultime le 9 juillet. L'absence d'invasion finale peut être attribuée au fait que les valeurs de l'humidité minima diurne se sont maintenues tout près de la limite favorable à peu près sans interruption.

Légende de la planche.

Fig. 54 : Carte de l'Afrique Occidentale montrant la limite des grandes invasions d'*Aphis leguminosae* (au sud de I), la zone des invasions périodiques (entre I et II) et la zone normalement sans invasions (au nord de II). A chaque station dont le nom est en abrégé est indiqué le nombre de décades favorables à l'*Aphis* chaque année, d'après une moyenne faite le plus souvent sur dix ans.



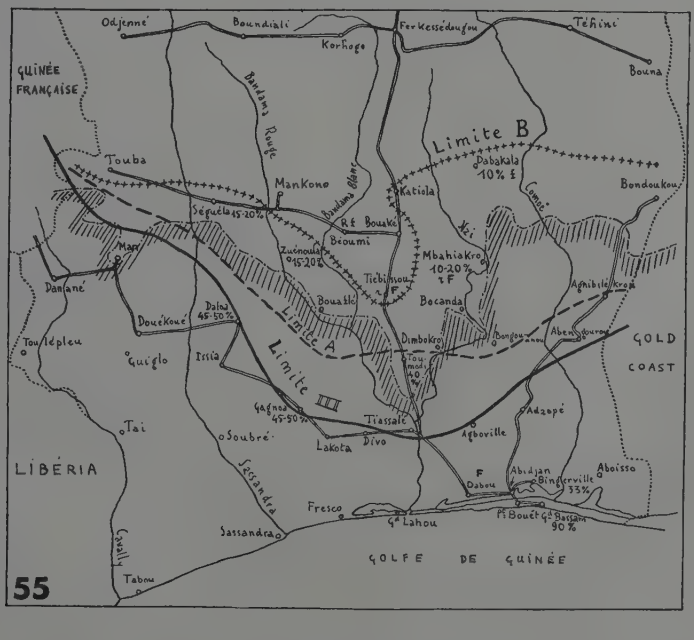


FIG. 55 : Carte de la Côte-d'Ivoire indiquant la zone d'invasions très graves (au sud de la limite III), la zone d'invasions sérieuses (entre A et III), la zone à invasions notables mais non graves (entre B et A). En traits doubles les grandes voies de communication. Limite nord de la grande forêt hachurée.

CHAPITRE XVI

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

La répartition géographique peut dépendre des mêmes facteurs que l'apparition saisonnière, c'est-à-dire de la température et de l'humidité et, en ce sens, les résultats précédents permettent de déduire facilement sur une carte quelles sont les régions favorables ou non.

Mais il existe d'autres facteurs limitant la répartition d'une espèce ou d'une forme; nous passerons à peu près sous silence l'insolation pour laquelle il n'existe pas de réseau d'observations; mais les plantes hôtes et les migrations, spécialement chez les Aphides, sont d'importants facteurs qui ont pu jouer un rôle dans l'évolution de l'*A. leguminosae.*

1. *Relations entre l'apparition saisonnière et la répartition géographique.*

Nous avons dressé précédemment une carte d'A.O.F. (ch. XV, § 4); les limites I et II y séparent les régions très, peu ou pas favorables à l'*A. leguminosae*, d'après le nombre de décades pendant lesquelles la moyenne d'humidité minima diurne atteint ou dépasse 70 %.

D'autre part, nous avons signalé la grande importance des biotopes plus humides (ch. XV, §§ 1 et 4) dans les régions dont les conditions générales sont défavorables. Les années où les conditions favorables ne se limitent pas à des biotopes particuliers, les invasions sont graves.

En Côte-d'Ivoire, comme le montre la carte 55, les pays en deçà de la limite I (au moins une décade à plus de 70 % d'humidité minima diurne par an) ont, en général, eu au moins une décade à plus de 80 % d'humidité minima diurne depuis dix ans (limite III). Ce sont les pays où l'Arachide perd, bon an, mal an, 40 à 50 % de sa production, au minimum, par suite d'attaques prolongées. Des attaques graves ont été signalées jusqu'à la limite A qui se tient un peu en deçà de la limite des grandes forêts (30 à 60 km en général). Au delà, les pertes qui sont irrégulières, atteignent 10 à 20 % (limite B) : c'est la région de damier savane-forêt dans laquelle les biotopes humides, galeries forestières et marigots, jouent certaines années un rôle important. Dans la savane, au delà de la limite B, les pertes annuelles sont peu sensibles, et l'on n'y voit qu'exceptionnellement de véritables invasions (par exemple à Bouaké, cf. ch. XV, § 5) : là est la vraie patrie de l'arachide.

Pour l'A.O.F., dans l'ensemble, la limite III diffère peu de la limite I (carte 56); elle est un peu plus méridionale du Haut-Togo au Dahomey (comme en Côte-d'Ivoire) et elle n'atteint pas, depuis le centre du Sénégal, la région de Saint-Louis : les accidents dûs à la rosette ne

vont guère au nord de Djourbel ; mais la Casamance, la Basse-Guinée, le Bas-Togo et le Bas-Dahomey sont des régions à fortes attaques.

Entre les limites III et II se placent les pays où les pertes sont de 10 à 20 %, puis ceux où l'*A. leguminosae* ne fait que rarement de gros dégâts. Au delà de la limite II, ne subsistent que des îlots de survivance, naturels ou créés ; dans la première catégorie, nous rangeons principalement les bords du Niger où nous avons trouvé de la rosette en 1951 ; la deuxième catégorie comprend les territoires irrigués de l'Office du Niger dont nous avons parlé plus haut (ch. XV, § 4) et dont il ne faut pas sous-estimer l'importance. Allee et ses Collaborateurs ont beaucoup insisté aux U.S.A. sur l'influence de l'irrigation sur le climat dans lequel vivent les animaux.

2. *Aphis leguminosae* theo. *en Russie.*

Cet insecte a été très bien étudié en Russie sur le cotonnier (Uvarov, 1913-1914 ; Sacharov et Shembel, 1914 ; Zvierezomb-Zubowsky, 1917 ; Dobrovliansky, 1917 ; Haviland, 1917 ; Yakhontov, 1930 ; Rekach et Dobretzova, 1933 ; Kayumov, 1936 ; Rekach, 1938 ; Kharin, 1938 ; Moskowetz, 1941). Le puceron sexué apparaît en novembre, prédomine en décembre et se maintient sur la luzerne tout l'hiver ; l'œuf éclôt fin mars à début avril, donnant une femelle aptère qui peut rester sur la luzerne jusqu'à fin mai ; celle-ci engendre notamment des ailés qui, quelquefois avant la mi-mai, mais surtout fin mai, émigrent sur le *Robinia pseudacacia* et (surtout début juin) sur le cotonnier, en

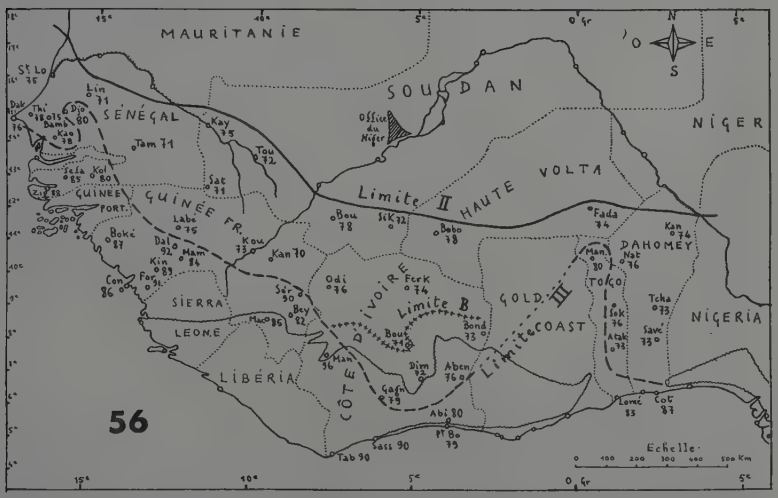


Fig. 56 : Carte d'Afrique Occidentale montrant les limites II, III et B. A chaque station en abrégé est indiquée la moyenne décadaire la plus élevée de l'humidité minima diurne atteinte le plus souvent depuis dix ans. Limite Nord de la grande forêt en trait ondulé.

nombre variable (Rekach, 1938); au Turkestan, le cotonnier peut être envahi un mois plus tard, et le puceron disparaît à peine (Yakhontov, 1930); la pullulation atteint ses apogées en mai et septembre, avec 20° C et 60 % d'humidité; l'optimum serait de 18°/64,4 % (Stepantzev, 1939). Il peut rester quelques insectes sur la luzerne de mars à fin novembre ainsi que sur le Robinier (Rekach et Dobretzova, 1933).

Nous avons établi des climatogrammes de Rostov (Donetz), Tiflis (Géorgie) et Tachkent (Uzbekistan) pour les données extrêmes nocturnes et diurnes et avons indiqué sur le graphique 57 les points optimum donnés par Stepantzev ainsi que les mois où l'on observe la multiplication sexuée (lignes grasses). Pour la raison de progression de la population, ces points tombent entre le véritable optimum et un faux optimum du puceron de l'arachide, le long de la courbe $Th = 40$. La multiplication sexuée intervient jusqu'à la limite de reproduction agamique que nous avons constatée nous-même et commence avant la limite de multiplication indéfinie. Les climatogrammes diurnes seuls semblent avoir une signification, comme dans notre étude.

Au point de vue écologique il y a donc beaucoup de points communs entre le puceron russe du cotonnier et le puceron africain de l'arachide — qui d'ailleurs attaque le cotonnier en Afrique — mais il n'y a pas identité absolue, surtout en raison de l'apparition des sexués.

Les caractères biologiques ont, chez le puceron du cotonnier, les valeurs suivantes : développement cinq à dix jours, vie moyenne de l'adulte 10,2 jours (maximum 46); quatorze à vingt jours de ponte entre 10 et 30° (Yakhontov, 1930). Nous avons nous-mêmes observé un développement moyen de 6,5 à 8 jours, une ponte de sept jours passant à vingt jours à 10°; la plus forte longévité atteint quarante-neuf jours. Ces données sont tout à fait comparables.

3. *Aphis leguminosae dans le monde; ses différentes formes.*

Le Puceron de l'Arachide a été nommé, dans différents pays, *Aphis leguminosae* theo., *Aphis laburni* kalt. (nom qui, par ailleurs, tombe en synonymie), *A. robiniae* macch., *A. medicaginis* koch., *A. cistiella* theo., *A. craccivora* koch. On l'a trouvé à peu près dans tous les pays tropicaux, même en Amérique et en plein Pacifique (Iles

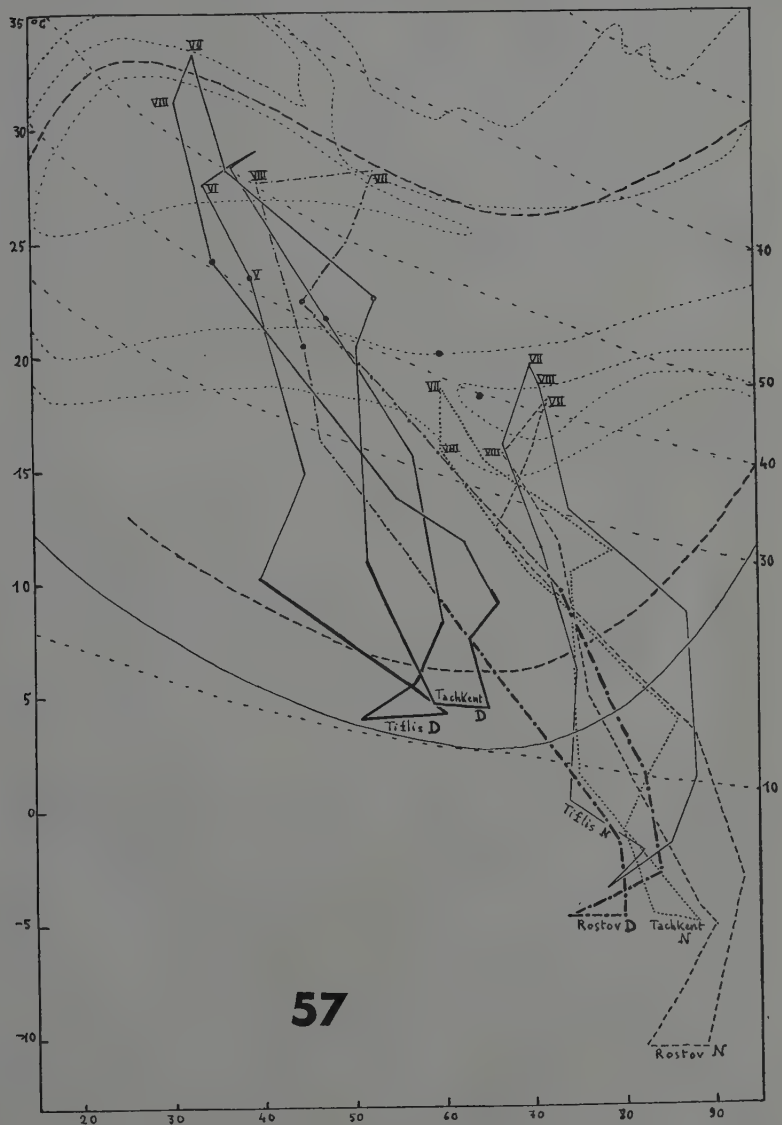
---

Légende de la planche.

Fig. 57 : Recouvrement des climatogrammes du Caucase et du Turkestan méridional et du graphique des taux de progression de la population d'*A. leguminosae* en fonction de la température et de l'humidité (d'après les données anciennes des archives du S.M.M.A., Av. Rapp, Paris). Coordonnées et limites comme dans la figure 18. D : climatogrammes extrêmes diurnes; N : climatogrammes extrêmes nocturnes. Parties grasses des climatogrammes correspondant aux mois de reproduction sexuée. Les pointillés légers correspondent aux limites des différents taux de progression des populations comme dans la figure 38.

Hawaï), dans la région méditerranéenne, au Cap, au Japon, en Argentine.

On lui a attribué un grand nombre de plantes-hôtes dans le monde entier, surtout des Légumineuses, mais aussi des Malvacées, Rutacées, Cucurbitacées, Convolvulacées, Solanacées, Portulacacées, Linacées,



Malpighiacées, Zygophyllacées, Simaroubacées, Rosacées, Tamaricacées, Papayacées, Scrofulariacées, Bignoniacées, Primulacées, Oléacées, Labiacées, Composées, Chénopodiacées, Euphorbiacées, Amaryllidacées, Liliacées.

C. Börner, à qui nos échantillons prélevés sur Arachide ont été transmis, penchait pour en faire une forme à part, voisine de *Aphis (Doralida) loti* kalt. (mars 1953).

Mais il semble, à la lumière des comparaisons précédentes, qu'*une définition exacte du puceron de l'arachide ne saurait être que biologique.*

Tout d'abord cet insecte, malgré tous nos efforts (cf. Introduction) est resté anolocyclique, alors qu'il possède des formes sexuées en Europe et au Turkestan. Nous rappelons qu'Harrington montre l'importance, dans l'évolution raciale, de la ponte chez les sexués. Des mutations aussi sont possibles : nous avons obtenu, dans la souche AD, à la 33e génération (soit vers le 12.000e individu) une lignée albinos. Enfin, d'après Cholodkowsky (1900), Marchal (1929), Mordwilko (1928, 1934 et 1945), la perte de plantes hôtes, l'arrivée et l'adaptation sur d'autres en même temps qu'un habitat nouveau peuvent créer de nouvelles formes.

Or, en ce qui concerne le puceron de l'Arachide, il y a certainement eu passage d'une autre légumineuse (Luzerne) à l'Arachide et d'autre part, il y a eu un changement de climat. Nous avons montré, dans cette étude, qu'il existe des races d'*A. leguminosae* adaptées aux climats divers de l'Afrique Noire et que la race de la Côte-d'Ivoire est particulièrement spécialisée. La distance qui sépare l'optimum de température et d'humidité chez l'*Aphis leguminosae* en Russie (§ 2) et en Afrique Noire (cf. 2e partie), matérialisée par 10° hygrothermiques, mesure la distance parcourue depuis les formes ancestrales. Mais il n'est pas possible de dire actuellement à quelle forme géographique appartiennent les divers *A. leguminosae* signalés sur les différentes plantes hôtes, sous les tropiques, dans les différents continents et dans les régions méditerranéennes ou tempérées.

On sait seulement que la forme qui vit sur l'Arachide peut vivre sur quelques autres plantes, appartenant aux Légumineuses, Malvacées et Euphorbiacées; on a pu transmettre à certaines de ces plantes le virus de la rosette (*Pisum vulgaris*, *Vicia faba*, *Lathyrus odoratus*, d'après Imai, 1934; *Centrosema Plumieri*, Soyer, 1939). Hargreaves a même pu le retransmettre du *Pisum vulgaris*, du *Phaseolus lunatus* et d'un *Vigna* à l'arachide; le virus reste invisible sur le *Phaseolus angularis* et le *Soja hispida* (Imai), sur *Indigofera hirsuta*, *Euphorbia hirta* (Soyer), *Cassia tora*, *Mucuna* sp., *Sesbania aegyptiaca*, *Acacia albida*, *Tephrosia leptostachya*, *Gossypium* ssp.

La plante hôte la plus importante du Puceron de l'Arachide en saison sèche est constituée en Afrique par les repousses de la même plante (Brooks, 1927; Soyer, 1939; Storey et Bottomley, 1927).

4. *Migrations.*

L'existence d'îlots de survivance sur les continents, notamment en A.O.F., et la dispersion de l'*A. leguminosae* dans les îles pose le problème des migrations.

On connaît de nombreuses espèces de pucerons qui émigrent sur de grandes distances, emportées par les vents. Ainsi le *Dilachnus piceae* trouvé par Parry au Spitzberg en 1827, puis par Elton en 1925-1929 : cette espèce, ne trouvant pas ses plantes hôtes (*Picea obovata* et *Picea excelsa*) au Spitzberg, émigre chaque année de la péninsule de Kola située à 800 milles de là, dans les vents du Sud-Est qui la maintiennent au-dessus de la mer, sans escale, pendant douze à quatorze heures (Elton). Hardy et Milne (1937) ont parcouru la mer du Nord jusqu'à près de 300 km de toute côte en capturant les insectes jusqu'à 100 m de haut : ils ont récolté 171 aphides sur 730 insectes.

Les U.S.A. ont été progressivement envahis par le *Toxoptera graminum* à partir du Texas central suivant les vents dominants du Sud et du Sud-Est (Webster et Philipps, 1912).

Une carte des vents en A.O.F. montre qu'au début de la saison humide, c'est-à-dire quand le taux de progression des populations d'*A. leguminosae* atteint environ 10 et que le plus grand nombre d'ailés apparaît, les vents vont presque partout du littoral vers l'intérieur. Ces vents vont principalement au Nord-Est dans toute la zone littorale, jusqu'à la limite I (cf. ch. XV, § 4 et ch. XVI, § 1), sauf en Casamance et au Sénégal où ils oscillent entre le Nord et l'Est ou même l'Est et le Sud-Est (Saint-Louis). Ils tendent donc à amener l'*A. leguminosae* vers la limite I; au delà de la limite I, en Côte-d'Ivoire, au sud du Soudan et en Haute-Volta, le vent dominant passe au Nord, tendant à entraîner encore les Aphides plus loin à l'intérieur. Dans la région de Mali et de Satadougou (Haute-Guinée), le vent souffle du Nord-Est, ce qui constitue une exception.

A une plus petite échelle, M. Carle (Dakar), a constaté la remontée de la maladie de la rosette le long du fleuve Saloum (sud du Sénégal), par étapes progressives. Sans doute les données météorologiques montrent que les conditions deviennent favorables de plus en plus tard, au fur et à mesure qu'on s'éloigne du littoral, mais la rapidité de cette progression est plus grande encore et ne semble devoir être attribuée qu'au transport des Aphides par le vent.

D'après nos observations en Casamance et d'après celles d'Evans (1945) au Tanganyika, l'insecte franchit facilement plusieurs dizaines de kilomètres. En Afrique, il est de constatation courante que, dès la première culture d'arachides, si isolée soit-elle, on peut trouver la maladie de la rosette. L'amplitude de ces migrations paraît cependant limitée actuellement par le fait de l'existence de races chez lesquelles les caractères biologiques ont des valeurs sensiblement différentes.

CONCLUSION DE LA TROISIÈME PARTIE

Les facteurs écologiques, température, hygrométrie, intensité du rayonnement solaire ont leur rôle dans le phénomène de barrière, dans l'apparition saisonnière et dans la répartition géographique.

Le phénomène de barrière est une combinaison de l'effet de bordure, avec les conséquences défavorables de la sous-insolation des plantes : la fécondité du puceron décroît et il n'apparaît plus d'ailés. Par ailleurs, l'action directe de la lumière sur le puceron qui cherche sa nourriture au sommet des plantes est stérilisante; les autres combinaisons de facteurs (température, humidité, protection vis-à-vis de la pluie et peut-être des parasites) dans les cultures serrées sont plutôt favorables à l'*A. leguminosae*, mais trop peu pour compenser les inconvénients précités.

L'apparition saisonnière peut être prévue, grâce au fait que les climatogrammes extrêmes diurnes température-humidité recouvrent graphiquement au moment voulu les zones où sont prévues expérimentalement la régression et la progression des populations aphidiennes. L'apparition de la « maladie de la rosette », provoquée par le puceron, se produit en moyenne trente-cinq jours après le premier passage de la moyenne décadaire d'humidité minima diurne au-dessus de 70 %; la maladie persiste et s'étend à une cadence plus ou moins diminuée, jusqu'à ce que la même moyenne passe définitivement au-dessous de 70 %, et souvent même on assiste dans le mois suivant à un envahissement ultime, causé par l'apparition d'ailés, consécutive à la maturation, à la fanaison des plantes ou à la surpopulation qui en résulte.

La répartition géographique dépend, de la même façon que l'apparition saisonnière, de l'humidité et de la température; c'est ainsi qu'en gros les régions les plus humides (jusqu'à 200-400 km de la côte) sont les plus envahies, tandis que les régions plus à l'intérieur (jusqu'au 12e parallèle) ne le sont que par moments, peu longtemps et généralement peu gravement. L'*A. leguminosae* existerait presque dans le monde entier, sauf dans les régions froides, mais la forme habitant l'arachide étant anolocyclique, ne semble pas être identique au puceron russe du cotonnier : ce dernier a une reproduction sexuée et un optimum de développement situé autour de $Th = 40$ et non 50; le puceron de l'arachide n'a pas non plus exactement les mêmes plantes hôtes. Toutefois, il semble bien dériver du précédent.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Cette étude groupe trois séries de questions interdépendantes : la démographie de l'*A. leguminosae* (1re partie), les variations expérimentales de ses caractères démographiques (2e partie) et la vérification sur le terrain de ces variations sous l'influence des facteurs écologiques (3e partie).

Première partie : la démographie aphidienne.

1. *La force d'expansion du puceron.*

Cette force d'expansion ou capacité d'invasion est mesurée par le taux de progression, par génération, de la population. Le taux varie de 10 (début d'invasion) à 3 (période végétative de l'arachide). Il dépend de plusieurs facteurs, dont les principaux sont : la dégénérescence des lignées, la compétition, la fécondité, la mortalité, la race.

2. *La dégénérescence des lignées.*

Nous nous sommes aperçu que les qualités optimales de l'espèce ne se transmettent pas pleinement chez les descendants premiers nés, ni derniers nés, mais seulement chez ceux qui représentent à peu près la fin du 1er quart de la ponte. Nous avons appelé les descendants premiers nés *anagoniques*, les derniers nés *catagoniques* et les mieux doués *eugoniques*.

3. *La compétition.*

La compétition entre individus sur une même plante ou sur une même partie de plante règle le pourcentage de femelles eugoniques. Dans nos élevages où la compétition était sévère et où le taux de progression par génération variait de 3 à 5, le pourcentage de femelles eugoniques variait entre 5 et 10 %. Mais, dans la nature, quand la compétition est faible, ce pourcentage peut s'élever beaucoup et se traduire par une fécondité totale moyenne beaucoup plus élevée. La descendance des femelles eugoniques tend, en passant par les phases d'une courbe logistique, à équivaloir à la population totale.

4. *La fécondité.*

Dans sa première partie, la courbe de fécondité journalière ressemble beaucoup à celle qu'on enregistre chez la plupart des animaux, mais après avoir diminué, elle s'élève de nouveau avant la mort (ponte subléthale). La fécondité totale moyenne dans nos élevages a été de 14 individus, mais elle peut s'élever à 60 et même plus.

5. *La mortalité.*

La mortalité est très élevée. Elle a été, dans nos élevages, de 60 % pour les femelles eugoniques et de 85 % pour les autres. La courbe de survie est très creuse; les courbes de l'espérance de vie et du quotient de mortalité sont assez constantes pendant un assez long laps de temps : la courbe de mortalité présente un maximum au deuxième stade, un autre à la maturation sexuelle et un autre à la cessation de la ponte; ces périodes sont généralement critiques chez les animaux même supérieurs.

6. *La race.*

Nous avons constaté des différences assez sensibles dans la valeur des caractères biologiques des aphides de Casamance et de Côte d'Ivoire. La multiplication indéfiniment agamique semble être une condition de l'apparition des races d'aphides; les différences climatologiques en seraient une cause efficace.

Deuxième partie : L'expérimentation sur *A. leguminosae.*

Les facteurs expérimentaux auxquels tout revient sont le degré hygrothermique, la lumière et la nutrition qui dépend étroitement de la synthèse et de la translocation des hydrocarbones.

1. *Température et humidité : le degré hygrothermique.*

Nous avons défini une relation entre la température et l'humidité que nous appelons degré hygrothermique $Th = Kt + 1{,}6\,cd/U$. Les variations de valeur des caractères biologiques s'inscrivent en fonction de la température et de l'humidité dans des graphiques révélant un optimum autour de la courbe $Th = 50$ et des courbes concentriques en forme grossière de cardioïdes montrant une inflexion négative autour de 70 % d'humidité à toutes les températures et une inflexion positive sur la courbe $Th = 50$ (basses hygrométries et hautes températures) dans une région à intense multiplication subléthale. La température est presque sans effet au-dessous de 20 % d'humidité, l'humidité peu influente entre 35 et 40° sauf si elle est très élevée : en ce cas apparaît la *reproduction néotique* plus ou moins importante suivant les races.

2. *Action directe de la lumière.*

La lumière possède une influence directe stérilisatrice sur le puceron.

3. *Action indirecte de la lumière, translocation des hydrocarbones.*

La lumière possède une influence indirecte favorable, par l'intermédiaire de la photosynthèse, sur la nutrition et la fécondité de l'insecte. Si l'on prend la précaution de ne pas altérer la physiologie de la plante hôte, la lumière influe sur l'apparition des ailés. Cette apparition paraît dépendre de la translocation des substances hydrocarbonées, ainsi que de

tous les phénomènes qui y sont reliés (rythme nyctéméral, phases de la végétation, variations des saisons, spécificité des plantes hôtes, altérations pathologiques, mutilations, action de substances chimiques).

La piqûre des aphides inocule aux plantes de la salive qui n'est pas pompée entièrement lorsque l'insecte s'en va, et qui poursuit la digestion des hydrocarbones condensés (amidons, dextrines) et provoque une translocation des sucres. De là vient que, lorsque la compétition est intense, il se produit une apparition d'ailés comme si la translocation était naturelle : c'est un effet de groupe agissant parfois à retardement. Nous avons regroupé autour du grégarisme des notions nouvelles : moins une espèce est grégaire, plus elle est exigente pour sa nutrition et plus elle est sensible à ces translocations et susceptible de produire vite et abondamment des ailés : c'est ce que nous nommons l'effet d'exigence. Cet effet d'exigence à l'échelle intraspécifique expliquerait que les ailés, particulièrement chez *A. leguminosae*, apparaissent seulement dans la descendance de femelles eugoniques, à la place d'individus eugoniques, les femelles eugoniques étant les plus fécondes, mais aussi les plus exigentes.

Les interactions entre aphides, comme l'action de la lumière, constituent des mécanismes dépendant étroitement du végétal. On sait que le cycle normal des aphides est, en effet, dominé par des facteurs de cet ordre.

Troisième partie : L'Ecologie et la Biogéographie d'*Aphis leguminosae*.

Nous retrouvons, dans l'écologie d'*A. leguminosae*, les mêmes facteurs : température, humidité, insolation ; un autre s'y ajoute : le vent. Ici se pose la question de l'origine et de l'évolution d'*Aphis leguminosae*.

1. *Le phénomène de barrière. Rôle de l'insolation.*

Le phénomène de barrière résulte de la combinaison de l'effet de bordure (conséquence de l'apport des Aphides par le vent), avec l'effet du manque d'insolation dans les cultures serrées d'arachide : le puceron n'a plus qu'une nourriture insuffisante et ne donne plus d'ailés. Contrairement à ce qu'on croyait autrefois, il n'intervient généralement de façon décisive aucun parasite fungique ni entomologique. L'abaissement de température, l'augmentation périodique d'humidité et la protection contre la pluie sont de peu d'influence.

2. *Prévision des invasions. Explication de la répartition géographique. Rôle de la température et de l'humidité.*

La coïncidence entre les données expérimentales et les données écologiques n'est possible qu'en tenant compte des climatogrammes extrêmes diurnes; les climatogrammes moyens et nocturnes n'ont qu'une signification accessoire.

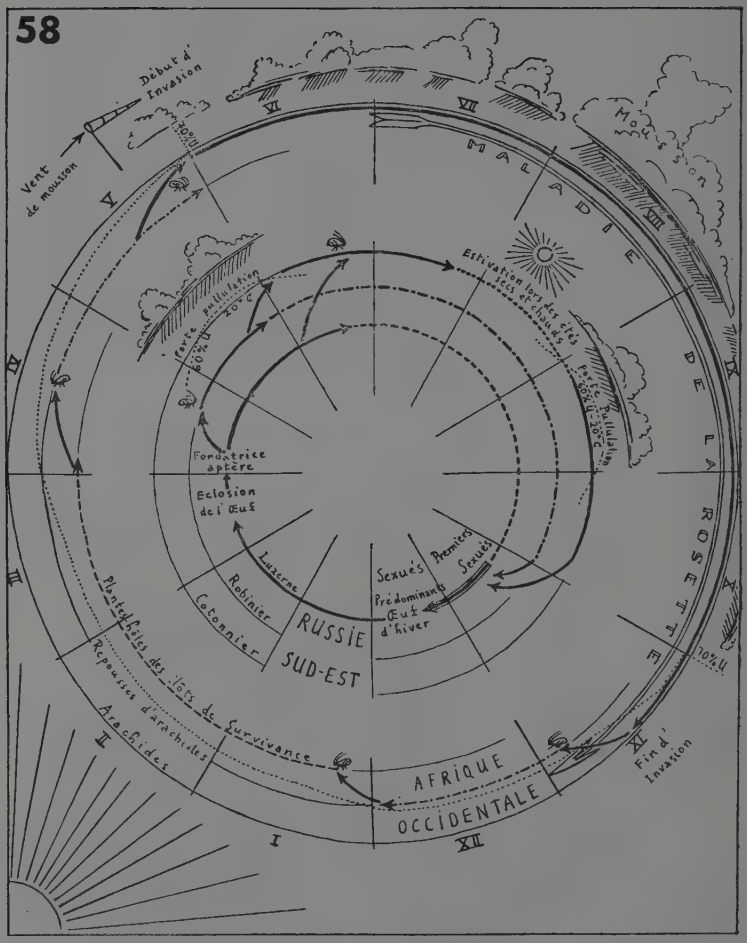


FIG. 58 : Diagramme du cycle annuel de l'*Aphis leguminosae*. Mois en chiffres romains. Représentation schématique des phénomènes atmosphériques (insolation, vents, pluie). Les trois cercles du centre représentent le rôle des plantes-hôtes de la forme holocyclique russe (Puceron du Cotonnier) et le passage des formes sexuées aux parthénogénétiques sur la Luzerne, puis la migration sur le Robinier et le Cotonnier. Les trois cercles extérieurs représentent le rôle des plantes-hôtes de la forme anolocyclique africaine (Puceron de l'Arachide) et le passage des formes parthénogénétiques des cultures d'arachide aux repousses, puis aux autres plantes-hôtes en fonction de la moyenne décadaire de l'humidité minima diurne (limite de 70 % en pointillé). Flèche double : durée de la maladie de la rosette, compte tenu de son incubation et des invasions de fin de saison.

Les invasions de rosette n'ayant lieu que trente-cinq jours après le premier passage de la moyenne décadaire d'humidité minima diurne au-dessus de 70 %, on peut les prévoir et s'en défendre à temps. Nous avons d'ailleurs mis au point une méthode de défense des cultures d'arachide contre l'*A. leguminosae*. On peut en prévoir également la fin, quoiqu'avec moins de précision.

La répartition géographique s'explique de la même façon, bien que la température dans les limites de l'A.O.F., par exemple, puisse jouer, concuremment avec l'insolation, un rôle limitant. Il est très important de considérer le rôle joué dans ces régions par les stations marigoteuses ou forestières ou irriguées (îlots de survivance).

3. *Origine de l'A. leguminosae.*

Des divergences de caractères, non pas tant morphologiques que biologiques notées dans les différents pays pour l'espèce *Aphis leguminosae*, semblent montrer que le puceron de l'arachide dérive de formes analogues au puceron russe du cotonnier, par perte de la reproduction sexuée aux basses températures, adaptation à un climat plus chaud (optimum vers $Th = 50$ au lieu de 40), reproduction néoténique dans les hautes températures et adaptation à une nouvelle plante hôte, l'arachide. En outre, nous avons montré que, probablement par suite de la reproduction agame indéfiniment répétée, des races de puceron de l'arachide se spécialisent dans les territoires d'Afrique, s'adaptant non seulement à des écarts de température, mais aussi à des humidités élevées.

ENGLISH SUMMARY

The reproduction of the rosette-producing aphis (*Aphis leguminosae* THEO.) of the peanut plant is agamic only.

Aphis population increases 3-10 times each generation. Each breeding comprises 3 categories : "anagonic" females appear first, then "eugonic", which have the optimal reproduction and development characters, and finally "catagonic" females. The percentage of eugonic females increases when competition decreases. In my breedings I obtained 6-10 % eugonic females. Fecundity is the principal characteristic of the females. Mortality is very high, (60 % for eugonic females, 85 % for non-eugonic), particularly for second nymphs. Different races of peanut aphids are recognized in A.O.F.

I defined "hygrothermic degree" the formula $Th = Kt + 1{,}6\,c\,d\,f\,U$. The optimum for all the biological characteristics of the peanut aphis are to be found on the curve $Th = 50°$. Surrounding this curve are cardioïd-like curves which are concentric with the optimum, with negative inflexion higher than 70 % relative humidity and positive inflexion at low humidities. High temperature combined with low humidity produces sublethal reproduction; when combined with high humidity it produces neotenic reproduction.

Solar light has a sterilizing influence on fecundity but it is more than conterbalanced by increasing photosynthesis in the host plant on which the nutrition of the aphids are dependant. I think that the apparition of winged aphids is caused principally by the translocation of depolymerized carbohydrates normally accompanying the photosynthesis. It varies in nyctemeral rythm, phases of vegetation, changing seasons, host-plant specificity, pathologic alterations, spraying plants with chemical solutions; cutting blades or other parts of plants eliminate it : no more winged aphids appear. Artificial translocations of depolymerized substances are produced by dense colonies, while damaged tissues retains some enzyme from the aphids after sucking : the apparition of alate which is caused by it, is a "group effect"; it may be lated. The percentage of alate increases in aphids with decreasing gregarism or with the higher exigence of nutrition that accompanies it. I name this phenomenon "exigence effect". Alates appear principally in daughters of eugonic females and take place among eugonic sisters: while eugonic sisters are more exigent in the nutrition, it is an "intraspecific exigence effect".

With peanut crops, the reproduction of aphids is slower on little-espaced plants. It is due to photosynthesis deficiency in under-insolated foliage : the fecundity of the aphids is low, no alate appears.

No noticeable fungus seems to destroy the insect. It is found that the dispersion of the rosette disease caused by *Aphis leguminosae* in crops takes place 35 days after the minimum relative humidity (mean per 10 days) arose to 70 %. During the wet season the rosette extends like an oil-patch. It disappears when the humidity falls definitively under 70 %, but it may produce during 10-30 days a last invasion consecutive to appearing alates on mature or superpopulated plants.

Geographically the peanut-aphid may exist everywhere the minimum of relative humidity rises to 70 % during 10 days. Actually I say 60 % because in many regions forest-galleries, rivers and irrigated lands contain the host plants of the peanut aphid and may furnish the departure of new invasions.

I think that the peanut aphid is a form of *A. leguminosae* which has lost the sexual forms and has migrated from South-Europe and Turkestan to Africa; it has adapted itself to new host plants, namely peanut, and to new climatic conditions. The optimum that is $Th = 40^{\circ}$ for the russian cotton aphis (typical holocyclic *A. leguminosae*) is $Th = 50^{\circ}$ for the peanut aphid. Sexual reproduction at low temperatures disappears in the latter and neotenic reproduction appears at high temperatures.

BIBLIOGRAPHIE

(N. B. — 1250 références ont été consultées. Nous conservons les principales).

1926. Ackermann (L.) : The physiological basis of wing production in the grain aphid (*Jour. exp. Zool.*, XLIV, 1-61).

1931. Allee (W.C.) : Animal aggregations. A study in general sociology *(Chicago, Univ. of Chicago Press)*.

1949. Allee (W.C.), Park (O.), Emerson (A.E.), Park (Th.) et Schmidt (K.P.) : Principles of animal Ecology (1 vol., 837 p., 71 p. de réf., *Saunders*, Philadelphie et Londres).

1934. Balachowsky (A.) : Les pucerons et les cochenilles *(C.R. Cong. Def. sanit. végét.*, p. 71, Paris).

1934. Blunck (H.) : Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago (*Z. wiss. Zool.*, CXI, 96-151).

1925. Bodenheimer (F. S.) : On predicting the developmental cycles of insects; I. *Ceratitis capitata* Wied (*Bull. Soc. ent. Egypt*, 1924, 149-57).

1938. Bodenheimer (F. S.) : Problems of animal Ecology (*L. Mayer*, Jerusalem P.O.B., 1932, 1935, et Londres, *Oxford Univ. Press*).

1951. Bonnemaison (L.) : Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des pucerons ailés et sexués chez les *Aphidinae* (*Thèse Fac. Sc. Paris*, Dunod, Paris).

1933. Boufeil (F.) : Contribution à l'étude de deux maladies de l'Arachide (*Bull. Com. Et. hist. sc. A.O.F.*, XVI, 1, 133-44, Paris).

1927. Brooks (A. J.) : Observations on Groundnuts (*Ann. Rep. Dep. Agric. Gambia*, 1926-27, 35-41, London).

1928. Brooks (A. J.) : Rosette disease investigations (*Ann. Rep. Dep. Agric. Gambia*, 1927-8, 11-16, London).

1931. Buxton (P. A.) : The measurement and control of atmospheric humidity in relation to insect problems (*Bull. ent. Res.*, XXII, 431-47, London).

1892. Cantillon : Essai sur la nature du commerce en général. — 1755 (Réédité par *Univ. Harvard, Boston*).

1945. Carter (W.) : The oral secretions of the pineapple mealybug (*Jour. econ. Ent.*, XXXVIII, 3, 335-8, Menasha, Wis.).

1870. Cazalis (F.) : De l'influence du climat sur la production des galles à Phylloxéra (*Bull. soc. Centr. Agr. Hort. Hérault*, 328).

1928. Chapman (R. N.) : The quantitative analysis of Environmental factors (*Ecology*, IX, 11-122).

1908. Cholodkowsky (N.) : Zur Frage ueber biologischen Arten (*Biol. Zbl.*, XXVIII).

1934. Clements (F. E.) & Shelford (V. E.) : Bioecology *(New York, Wiley)*.

1925. Cook (W. C.) : The distribution of the alfalfa weevil (*Phytonomus posticus* Gyll.). A study in physical ecology (*Jour. Agr. Res.*, XXX, 479-91).

1926. Cook (W. C.) : Some weather relations of the pale western cutworm *(Prorosagrotis orthogonia* Morr.). A preliminary study (*Ecology*, VII, 37-47).

1929. Cook (W. C.) : A bioclimatic zonation for studying the economic distribution of injurious insects (*Ecology*, X, 282-93).

1914. Davidson (J.) : On the mouth parts and mechanism of suction in *Schizoneura lanigera* (*Jour. Linn. Soc. London*, XXXII, 307-330).

1921. Davidson (J.) : Biological studies on *Aphis rumicis L.* A. Appearence of winged forms; B. Appearence of sexual forms (*Sci. Proc. R. Dublin Soc.*, XVI, 3, 304-22).

1921. Davidson (J.) : Biological studies on *Aphis rumicis L.* (*Bull. Ent. Res.*, XII, 81-9).

1925. Davidson (J.) : Biological studies on *Aphis rumicis L.* Factors affecting the infestation of *Vicia faba* with *Aphis rumicis* (*Ann. Appl. Biol.*, XII, 4, 472-507).

1925. Davidson (J.) : The bean *Aphis* (*Jour. Minn. Agr.*, XXXII, 3, 234-42, London).

1926. Davidson (J.) : The sexual and parthenogenetic generations of the life cycle of *Aphis rumicis L.* (*Verh. III. Internat. Ent. Kongr. Zuerich*, 1925, XI, 452-57).

1929. Davidson (J.) : On the occurence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis L.* with a special reference to the influence of environmental factors (*Ann. Appl. Biol.*, XVI).

1951. Davis (E. W.) & Landis (B. J.) : Life history of the green peach Aphid on peach and its relation to the Aphid problem on potatoes in Washington (*Journ. econ. Ent.*, XLIV, 4, 586-90).

1944. Demolon (A.) : Croissance des végétaux cultivés (Paris).

1917. Dobrovliansky (V. V.) : Une liste d'Aphides trouvés sur des plantes cultivées dans le gouvernement de Kharkov (en russe) (réimprimé dans *Bull. des Ennemis de l'Agriculture, Kharkov*, 6 p.).

1925. Dublin (L. I.) & Lokta (A. J.) : On the true rate of natural increase as exemplified by the population of the U. S. 1920 (*Journ. Am. Statist. Assoc.*, XX, 305-339).

1925. Elton (C. S.) : The dispersal of insects to Spitzbergen (*Trans. ent. Soc. London*, 289-99).

1929. Elton (C. S.) : Aphids and hover flies in North-East Land (Spitzbergen) in 1924: an additionnal note (*Proc. ent. soc. London*, IV, 76-77).

1938. Evans (A. C.) : Physiological relationships between Insects and their host plants. I. Effect of the chemical composition of the plant on reproduction and production of winged forms in *Brevicoryne brassicae. L* (*Ann. Appl. Biol.*, XXV, 558-72).

1941. Evans (A. C.) : Physiological relationships between Insects and their host plants. II. A : Preliminary study of the effect of Aphides on the chemical composition of cabbage and field beans (*Ann. Appl. Biol.*, XXVIII, 4, 368-71).

1951. Evans (A. C.) : Entomological research in the overseas food corporation (Tanganiyka). Rosette disease; other pests of groundnuts (*Ann. Appl. Biol.*, XXXVIII, 2, 526).

1916. Ewing (H. E.) : Eighty-seven generations in a parthenogenetic pure line of *Aphis avenae* Fab. (*Biol. Bull.*, XXXI, 53-112).

1920. Garner (W. W.) & Allard (H. A.) : Effect of the relative lenght of day and night and other factors of environment on growth and reproduction in plants (*Jour. agric. Res.*, XVIII, 553-606).

1929. Gaumont (L.) : Conditions générales de pullulation des Aphides (*Ann. Epiphyt.*, 253-316, Paris).

1934. Gause (G. F.), Nastukova (O. K.) & Alpatov (W. W.) : The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia* (*Jour. Anim. Ecol.*, III, 222-30).

1873. Gentry (T.G.) : Observations on certain plant lice of the genus *Aphis* (*Canad. Ent.*, V, 121-3).

1946. Gohier (C.) : Note sur la maladie du rabougrissement ou rosette de l'Arachide à Madagascar (*Rev. Bot. appl. Agr. Col.*, XXVI, n° 289-90, 638-41).

1917. Gregory (L. H.) : The effect of starvation on the wing development of *Macrosiphum destructor* (*Biol. Bull.*, XXXIII, 296-303).

1935. Hamilton (M. A.) : Further experiments of the artificiel feeding of *Myzus persicae* Sulz. (*Ann. Appl. Ent.*, XXII, 243-58).

1938. Hardy (A. C.) & Milne (P. S.) : Studies in the distribution of insects by aerial currents. Experiments in aerial townetting frim kites (*Jour. anim. Ecol.*, VII, 199-229).

1932. Hargreaves (E.) : Entomological work (*Ann. Rep. Dep. Agr. Sierra Leone*, 1931, 18-20, Freetown).

1935. Hargreaves (E.) : Entomological work (*Ann. Rep. Dep. Agr. Sierra Leone*, 1933, 12-4, Freetown).

1936. Hargreaves (E.) : Entomological work (*Ann. Rep. Dep. Agr. Sierra Leone*, 1935, 20-22, Freetown).

1945. Harrington (C. D.) : Biological races of the pea Aphid (*Jour. econ. Ent.*, XXXVIII, 12-22).

1918. Haviland (M. D.) : Notes on some Aphids collected in south-eastern Russia in 1917 (*Ent. month. Mag.*, London, nº 652, 200-2).

1921. Haviland (M. D.) : The experimental production of winged forms in an aphid, *Myzus ribis L* (*Ann. Appl. Biol.*, VIII, 413-7).

1914. Headlee (T. J.) : Some data on the effect of temperature and moisture on the rate of insect metabolism (*Jour. econ. Ent.*, VII, 413-7).

1926. Hubert : Nouvelles études sur la météorologie de l'A.O.F. (*Publ. Gouv. Gén. A.O.F.*, Paris, Larose).

1934. Imai (Y.) : Studies on the transmission of Broad Bean mosaïc (*Trans. Sapporo. Nat. Hist. Soc.*, VIII, pt. 3, 241-5, Sapporo).

1936. Kayumov (S. R.) : Tests sur les ennemis du cotonnier à l'aide de quelques plantes produisant des huiles essentielles (en russe) (*Sotzial Nauka. Tekhn.*, IV, 1, 33-45, Tachkent).

1887. Keller (C.) : Die Wirkung des Nahrungentzuges auf *Phylloxera vastatrix* (*Zool. Anz.*, X, 583-8).

1951. Kennedy (J. S.) : Benefits to Aphids from feeding on galled and virus infected leaves (*Nature*, 4280, 825).

1951. Kennedy (J. S.) & Both (C. O.) : Host-alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves (*Ann. Appl. Biol.*, XXXVIII, 25-64).

1930. Kharin (S. A.) : Le contrôle des ennemis des cultures dans les fermes des soviets dans l'Asie centrale en 1929 (en russe) (*Khlopkovoe Delo*, IX, 7-8, 867-78, Tachkent).

1945. Landry (A.), en collaboration avec Bunle (H.), Depoid (P.), Huber (M.), Sauvy (A) .: Traité de démographie (1 vol., 651 p., *Payot*, Paris).

1923. Lathrop (F. H.) : Influence of temperature and evaporation upon the development of *Aphis pomi* De Geer (*Jour. agr. Res.*, XXIII, 12, 969-87).

1945. Mc Gill (E.) : On the Biology of *Dysdercus howardi* Ballou. III, The effect of temperature and humidity on the life-cycle (*Bull. ent. Res.*, XXXV, 301-8).

1939. Mallamaire (A.) : Note sur quelques insectes parasites et sur quelques maladies des plantes cultivées dans les terres irriguées de l'Office du Niger (Soudan français) (*Coton et Fibres tropicales*, IV, 1, 1924).

1906. Malthus (T. R.) : An essay on principles of population (*London, Johnson ;* nombreuses éditions ultérieures).

1896. Marchal (P.) (*L'Année biologique*, II, 57.)

1929. Marchal (P.) : Les ennemis du puceron lanigère, conditions biologiques et cosmiques de sa multiplication. Traitements (*Ann. Epiphyt.*, 126-81).

1907 à 1909. Mordvilko (A.) : Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse Aphididae (*Biol. Zbl.*, XXVII, 1907; XXVIII, 1908 et XXIX, 1909 nses pp.).

1928. Mordvilko (A.) : The evolution of cycles and the origin of heteroecy (migration) in plant lice (*Ann. Mag. Nat. Hist.* Ser. 10,2, 570-82).

1929. Mordvilko (A.) : Food-plant catalogue of the Aphididae of U.R.S.S. (1 vol., 100 p., Leningrad (en russe).

1934. Mordvilko (A.) : On the evolution of Aphids (*Arch. Naturg.* Abt. B, III, 1-60).

1935. Mordvilko (A.) : Die Blattläuse mit unvollstandingen Generationszyklus und ihre Entstehung (*Ergebn. Zool.*, VIII, 36-328).

1885. Morgan (A. C. F.) : Notes on experiments made with the winged form of *Phylloxera vastatrix radicicola* (*Trans. Ent. Soc. London*, 27-32).

1948. Park (Th.) : Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between populations of the Flour Beetles, *Tribolium confusum* Duv. and *T. castaneum* Herbst. (*Ecol. Monographs*, XVIII, 265-308).

1941. Park (Th.), Gregg (E. V.) & Luthermann (C. Z.) : Studies in population physiology. X. Interspecific competition in population of granary beetles (*Physiol. Zool.*, XIV, 385-430).

1940. Pearl (R.) : Introduction to medical biometry and statistics (3e ed., *Philadelphia, Saunders & Co*).

1941. Pearl (R.), Park (T.) & Miner (J. R.) : Experimental studies on the duration of life. XVI : life tables for the flour beetle *Tribolium confusum* Duval (*Amer. Natur.*, LXXV, 5-19).

1916. Philips (W. J.) : *Macrosiphum granarium*, the english Grain Aphis (*Jour. Agr. Res.*, VII, 463-80).

1938. Plantefol (L.) : Cours de botanique et de biologie végétale (Paris, Belin).

1937. Portères (R.) et Legleu (R.) : La « rosette de l'Arachide », connaissances actuelles. Relation avec la date du semis dans le pays Baoulé Nord. Méthodes prophylactiques à appliquer (*Ann. Agr. Afr. Occ.*, 1, 3-4, 332-5, Paris).

1950. Prévot (P.) : Nutrition minérale et rendements de l'Arachide en France et au Sénégal (*Oléagineux*, V, 10, 557-62).

1939. Radzievskaya (S. B.) : Au sujet de l'hibernation de la Coccinelle et de la lutte contre l'*Aphis* (en russe) (*Publ. Ecol. Biocenol.*, N° 4, 268-75, Leningrad) (sommaire en anglais).

1941. Ranson (R. M.) : Prenatal and infant mortality in a laboratory population of voles *(Microtus agrestis)* (*Proc. Zool. Soc. London*, serie A, CXI, 45-57).

1950. Réal (P.) : Sur une nouvelle méthode de lutte en entomologie appliquée basée sur les phénomènes de « barrière » (*C. R. A. Agr. Fr.*, 267-9).

1745. Réaumur (R.) : Observations du thermomètre (*Mém. Acad. Roy. Sc.*, Paris, 545-76).

1927. Reinhard (H. J.) : The influence of parentage, nutrition, temperature and crowding on wing production in *Aphis gossypii* Glover (*Texas Agr. exp. St. Bull.*, n° 353, 19 p.).

1933. Rekach (V. N.) et Dobretzova (T. A.) : Les aphides du coton en Transcaucasie. Étude de la Biologie et du Contrôle (en russe) (*Trud. Zakavk. nauch-issled. Khlopk. Inst.* : *C. R. de l'Institut transcaucasien de Rech. Sci. sur le coton*, n° 34, 120 p., Tiflis).

1938. Rekach (V. N.) : Aphides du coton dans le sud de la partie européenne des R. S. F. S. R. (en russe) (*La. Cr.*, 111 p., Pyatigorsk).

1932. Rivnay (E.) : Moisture as the factor affecting wing development of the bed-bug *Cimex lectularius* L. (*Bull. Soc. Ent. Egypt.*, 13-6).

1915. Sacharov (N.) et Shembel (S.) : Rapport de travail de la station entomologique et de la section mycologique pour 1914 (en russe) (*Publié par la Sta. ent. de la Sté de Jardinage, maraîchage et culture d'Astrakan*, 162 p.).

1938. Schaeffer (C. W.) : Physiological conditions which produce wing development in the pea aphid (*Jour. agr. Res.*, LVII, 825-58).

1915. Shelford (V. E.) : Principles and problems of ecology as illustrated by animals (*Jour. Ecol.*, III, 1-23).

1926. Shelford (V. E.) : The temperature velocity of development curve for the pupal stage of the codling-moth in comparison with Q^{10} and Arrhenius curve (*Anat. Rec.*, XXXIV, 117, abstracts).

1927. Shelford (V. E.) : An experimental investigation of the relations of the codling-moth to weather and climate (*Bull. Ill. Nat. Hist. Surv.*, n° 16, 307-440).

1918. Shinji (G. O.) : A contribution to the physiology of wing development in aphis (*Biol. Bull.*, XXXV, 95-116).

1926. Shull (A. F.) : Life cycle in aphids affected by duration of light (*Anat. Rec.*, XXXIV, 168-9).

1928. Shull (A. F.) : Duration of light and the wings of the aphid *Macrosiphum solanifolii* (*W. Roux's Arch. Entw. Mech. Org.*, n° 113, 210-39).

1935. Shull (A. F.) : Combinations of current and antecedent conditions in relation to wing production of aphids (*Biol. Bull.*, LXVIII, 35-50).

1937. Shull (A. F.) : The production of intermediate winged aphids with special reference to the problem of embryonic determination (*Biol. Bull.*, LXXII, 259).

1938. Shull (A. F.) : Time of determination and time of differenciation of aphid wings (*Amer. Nat.*, LXXIII, 170-9).

1945. Simpson (G. G.) : The principles of classification and Classification of the Mammals (*Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, LXXXV, 1-350).

1937. Smith (L. M.) : Growth, reproduction, feeding and wing development of the mealy plum aphid in relation to climatic factors (*Jour. Agr. Res. Wash.*, LIV, 345-64).

1939. Soyer (D.) : La rosette de l'Arachide, recherches sur les vecteurs possibles de la maladie (*Publ. I.N.E.A.C.*, Ser. Sci., nº 21, 23 p., Bruxelles).

1944. Soyer (D.) : Rapport pour les exercices 1940-41 (*Publ. I.N.E.A.C.*, 152 p., Léopoldville).

1939. Stepanzev (I. N.) : Les exigences météorologiques des aphides du cotonnier et leur distribution dans l'Uzbekistan (en russe) (*Social. Sci. Tech.*, VII, 2-3, 83-94, Tachkent).

1935. Storey (H. H.) : Virus disease of East African plants. III. Rosette disease of groundnuts (*E. Afr. Agr. Jour.*, I, 3, 206-11).

1928. Storey (H. H.) & Bottomley (A. M.) : The rosette disease of the peanut (*Ann. Appl. Biol.*, XV, 1, 26-45).

1928. Thompson (W. L.) : Effect of the hurricane on the abundance of some insects (*Florida Ent.*, XII, 40-41).

1937. Thompson (W. R.) : An experiment in the enregistration of vital statistics in China (*Congr. inter. de la population*, III, Paris).

1939. Thompson (W. R.) : Biological control and the theories of the interactions of populations (*Parasito'ogy*, XXXI, 299-388).

1914. Uvarov (B. P.) : Rapport du bureau d'entomologie pour 1913 (*Publ. Administ. Centr. Territ. Agr. et Dep. Agr.*, 86 p.).

1914. Uvarov (B. P.) : Rapport du Bureau d'Entomologie de Stavropol pour 1912 (en russe) (*Publ. Administ. Centr. Territ. Agric. St Petersbourg*, 32 p.).

1931. Van der Merve (P.) : *Aphis leguminosae*. A biological study (*Ent. Mem. Dept. Agr. S. Afr.*, nº 7, 5-17, Pretoria).

1838. Verhulst (P. F.) : Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement (*Corr. Math. Phys.*, X. 113-21, 25-26).

1927. Volkov (V. P.) : *Coccinella 7-punctata* et *Adonia variegata* (en russe) (*Prot. végét.*, XIV, 99-101, Leningrad).

1934. Vuillet (M.) : A propos de la rosette de l'Arachide : contrôle des pucerons par les insectes auxiliaires (*Rev. Bot. appl. Agr. col.*, XIV, 149, 8-12, Paris).

1931. Wadley (F. M.) : Ecology of *Toxoptera graminum* especially as to factors affecting importance in the northern U. S. (*Ann. ent. Soc, Amer.*, XXIV, 325-95).

1923. Wadley (F. M.) : Factors affecting the proportion of alate and apterous forms of aphids (*Ann. ent. Soc. Amer.*, XVI, 279-303).

1936. Wadley (F. M.) : Development temperature correlation in the green bug, *Toxoptera graminum* (*Jour. Agr. Res.*, LIII, 4, 259-66).

1912. Webster (F. M.) & Philips (W. J.) : The spring grain-aphis or "green bug" (*Bull. Bur. Ent. U.S. Dept. Agr.*, nº 110, 153 p.).

1926. Wheeler (W. M.) : Ants, their structure, development and behaviour (*New York, Columbia Univ. Press.*).

1946. White (W. S.) : The environmental conditions affecting the genetic mechanism of wing production in the chrysanthemum aphid (*Amer. Nat.*, LXXX, 245-70).

1945. Wright (S.) : Tempo and mode in Evolution. A critical Review (*Ecology*, XXV, 415-9).

1929. Yakhontov (V. V.) : Les déformations chez les plantes de cotonnier, leurs causes, nature et effets sur les plantes (en russe) (5 p., *Tachkent Glavn. Khlopkov. Komitet*).

1930. Yakhontov (V. V.) : Biologie, écologie et importance économique des aphides du cotonnier (en russe) (*Khlopkovoe Delo*, IX, 10-11, 1205-11, Tachkent.)

1918. Zvierezomb-Zubowsky (E.) : Rapport résumé des travaux du bureau de contrôle des ennemis de l'Agriculture du Don pour 1917 et revue des ennemis de l'Agriculture dans la province du Don (en russe) (36 p., Rostov).

PUBLICATIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

BIOLOGIE ANIMALE

I

PUBLICATIONS PÉRIODIQUES

BULLETIN ANALYTIQUE

Deuxième partie mensuelle.

Sciences biologiques. Agriculture. Industries alimentaires.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 5.000 fr.
ÉTRANGER ..... 6.000 —

Abonnement aux tirages à part (suivant section) :

FRANCE ..... 875/2.750 fr.
ÉTRANGER ..... 1.125/3.125 fr.

VENTE : Centre de documentation du Centre national de la recherche scientifique, 16, rue Pierre-Curie, PARIS (V^e^).
C.C.P. PARIS 9131-62. Tél. DANton 87-20.

ANNALES DE LA NUTRITION ET DE L'ALIMENTATION.

Publication bimestrielle.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 1.600 fr.
ÉTRANGER ..... 2.000 —

ARCHIVES DES SCIENCES PHYSIOLOGIQUES.

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 1.600 fr.
ÉTRANGER ..... 2.000 —

VENTE : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique, 45, rue d'Ulm, PARIS (V^e^).
C.C.P. PARIS 9061-11. Tél. ODÉon 81-95.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 4.000 fr.
ÉTRANGER ..... 4.500 —

VENTE : Presses de la Cité, 116, rue du Bac PARIS (VIe).

JOURNAL DES RECHERCHES DU C.N.R.S.

Publication trimestrielle.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.500 —

VENTE : Laboratoire de Bellevue, 1, place Aristide-Briand, BELLEVUE (Seine-et-Oise).

NOTES BIOSPÉOLOGIQUES

Un tome annuel, comprenant deux fascicules.

Abonnement annuel :

FRANCE ..... 700 fr.
ÉTRANGER ..... 1.000 —

Vente par fascicule :

FRANCE ..... 400 fr.
ÉTRANGER ..... 500 —

VENTE : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique 45, rue d'Ulm, PARIS (VIe).
C.C.P. PARIS 9061-11. Tél. ODÉon 81-.95

II

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

L'HÉRITIER

Les méthodes statistiques dans l'expérimentation biologique ..... 400 fr.

SERVIGNE. GUÉRIN DE MONTGAREUIL. PINTA.

Fractionnement chromatographique et dosage de la vitamine A... 350 fr.

La production du lait.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

La production de la viande.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

Techniques analytiques physiques et chimiques du lait.

FRANCE ..... 250 fr.
ÉTRANGER ..... 300 —

Nutrition et fonction de reproduction.

FRANCE ..... 600 fr.
ÉTRANGER ..... 600 —

Physiologie, pathologie, chimie et cytologie des foies gras.

FRANCE ..... 1.200 fr.
ÉTRANGER ..... 1.350 —

La volaille et l'œuf..... 1.650 fr.

III

COLLOQUES INTERNATIONAUX

VIII. **Unités biologiques douées de continuité génétique.** 1.000 fr.
XXXII. **Mécanisme physiologie de la sécrétion lactée**..... 1.200 fr.
XXXIV. **Structure et physiologie des sociétés animales**... 2.500 fr.

IV

COLLOQUES NATIONAUX

6. **Équilibre hydrominéral de l'organisme et sa régulation**.... 700 fr.
11. **La structure chimique des protéines** ..... 500 fr.

V

LES LABORATOIRES DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Le service de la carte phytogéographique ..... *En préparation.*

VENTE : Service des publications du Centre national de la recherche scientifique, 45, rue d'Ulm, PARIS (VIe).
C.C.P. PARIS 9061-11. Tél. ODÉON 81-95.

PUBLICATIONS DE L'INSTITUT PASTEUR

BALACHOWSKY (A. S.). — Les Cochenilles paléarctiques de la tribu des *Diaspidini*.

(Mém. Sc. I. P., Paris 1954; 1 vol. 450 p., 108 pl. hors texte). Prix : 6.000 francs.

IMPRIMERIE NOUVELLE, Paris (177) *Le Gérant :* LE FRANÇOIS
LE FRANÇOIS, Paris (C. O. L. 15-0217). — Dépôt : 1955/2e; N° 117 P.